Die Abgabe von Kohlensäure und die Aufnahme von Sauerstoff bei der Keimung lichtgeförderter Samen von *Nicotiana tabacum*

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät der

Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Margarete Kipp

aus Stuttgart

Mit 43 Textfiguren

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1929

Die Abgabe von Kohlensäure und die Aufnahme von Sauerstoff bei der Keimung lichtgeförderter Samen von *Nicotiana tabacum*

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät der

Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Margarete Kipp

aus Stuttgart

Mit 43 Textfiguren

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1929

Dekan: Prof. Dr. Kommerell.
Referent: Prof. Dr. Lehmann.

Tag der mündlichen Prüfung:

R. UNIV
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. 71. Heft 4.
Gebrüder Borntraeger, Leipzig

Meinem Kameraden!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550010_0165

Einleitung.

Nachdem in den letzten Jahren das Verhältnis der äußeren Bedingungen zur Keimung lichtempfindlicher Samen weitgehende Klärung gefunden hat (Wieser, 1927; Kommerell, 1927; Bihlmeier, 1927; Böhmer, 1928), wurde die Lösung aller der Fragen dringend, die auf die inneren Vorgänge bei der Keimung lichtempfindlicher Samen sich beziehen, vor allem im Anschluß an die neueren Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffs (Wieser, 1927; Böhmer, 1928), die Frage nach dem Zusammenhang des Atmungsvorganges mit der Lichtwirkung. Wie werden die Samen alsbald nach Belichtung in ihrem atmungsphysiologischen Verhalten sich einstellen?

Bewirkt das Licht eine sofortige Steigerung der Atmung oder ist eine längere Reaktionszeit notwendig, um die Atemtätigkeit der Samen zu steigern? Daß zu irgend einer Zeit eine Steigerung der Atmung eintreten würde, war selbstverständlich zu erwarten. Das Licht löst ja die Keimung aus, und der Same fängt an zu wachsen; daß aber keimende und wachsende Samen verhältnismäßig stark atmen, ist ja schon lange bekannt.

Von besonderer Wichtigkeit mußte weiter die Feststellung sein, ob durch das Licht irgendwelche Vorgänge ausgelöst werden, die zu einer Veränderung des Koeffizienten $\frac{CO_2}{O_2}$ führen. Somit mußte die Bestimmung dieses Koeffizienten

von Wert sein. Natürlich konnte dabei zugleich die Frage untersucht werden, wie der Gesamtverlauf der Atmung nach vollendeter Quellung, aber vor Einsetzen der Keimung der noch ruhend im Keimbett verharrenden Samen sich abspielt.

Aber auch ganz ohne direkte Beziehung zur Lichtwirkung war es von Wert, Atmungsuntersuchungen an lichtgeförderten Samen durchzuführen. Solche bleiben ja, sofern günstiges Material zur Verfügung steht, ohne Lichtzutritt unter sonst optimalen Keimungsbedingungen gequollen im Keimbett liegen, ohne zu keimen; erst die Belichtung löst bei ihnen die Keimung aus. Wir sind also bei solchen Samen in der Lage, die Gaswechsel- bezw. Atmungsvorgänge, die sich während der Quellung abspielen, scharf von denjenigen zu trennen, die bei der Keimung und dem nachfolgenden Wachstum einsetzen. Das ist natürlich bei allen den Samen, bei denen die Quellung schrittweise in die Keimung übergeht, nicht möglich; nur solche wurden aber bisher zu Atmungsuntersuchungen verwendet. Die meines Wissens einzige Untersuchung in dieser Richtung stellte Jauerka (1912) derart an, daß er die Kohlensäureabgabe quellender abgetöteter Samen untersucht hat; hierbei schon stellte er erhöhte Kohlensäureabgabe fest.

Weiterhin war es nach dem Ausfall der bisherigen Versuche dringend erwünscht, auch über die ersten Stadien der Kohlensäureabgabe und der Sauerstoffaufnahme bei der Keimung Aufklärung zu erhalten. Die meisten Autoren begannen ihre Versuche mit bereits kürzere oder längere Zeit vorgequollenen Samen, so daß gerade die ersten Stunden für die Beobachtung verloren gingen; oder aber die Atmung wurde in sehr großen Zeitintervallen bestimmt, und dadurch kam der Gesamtverlauf nur undeutlich zum Ausdruck.

Fassen wir zunächst die Versuche ins Auge, bei denen vorgequollene Samen verwendet wurden. So benutzte Fernandes (1923) in der Regel 20 oder 72 Stunden alte Keimlinge zu seinen Versuchen. Sierp (1925) dehnte die Quellung der Samen vor Versuchsbeginn auf 12, 16 oder 20 Stunden aus. Frietinger (1927) ließ die Samen vorher 16 Stunden quellen, Geiger (1928) 14—22 Stunden.

Die übrigen Versuche setzten sogleich ohne Vorquellung und unter Verwendung langer Zeitintervalle zur Bestimmung ein, so

bei Godlewsky (1882), der sofort nach Verbringen der Samen auf feuchtes Filtrierpapier seine Messungen begann. Er dehnte aber die Dauer der Einzelbestimmungen lange Zeit — z. B. auf 16 oder 24 oder 41 Stunden — aus. Auch Fernandeš (1923) begann einige Versuche sofort, nachdem die trockenen Samen auf die feuchte Unterlage in die Apparatur gelegt worden waren. Diese Versuche wurden aber nur bis zur vollständigen Quellung der Samen und in Zeitintervallen von 5, 6 oder 12 Stunden durchgeführt. Es kann daher aus ihnen kein Bild von der Steigerung der Atmung zu Beginn der Quellung gewonnen werden. Jauerka (1912) hat wohl die allerersten Anfänge der Kohlensäureabgabe bestimmt, hat aber, seiner besonderen Methodik entsprechend, die Messungen nicht in den gleichen Zeitintervallen durchgeführt. Er bestimmte die Zeit, während der eine bestimmte Menge Barytlauge von bekanntem Titer neutralisiert wurde. Hier ist wohl der erste Schritt zu einer Messung der Anfangsstadien der Atmung bei der Quellung gemacht, doch ließ sich aus diesen nur auf die Kohlensäureabgabe beschränkten Untersuchungen nichts über den für uns so wichtigen Atmungskoeffizienten $\frac{CO_2}{O_2}$ aussagen.

So standen die oben skizzierten Probleme der Untersuchung noch offen. Meine erste Aufgabe war es nun, das geeignete Samenmaterial für die Untersuchungen zu beschaffen und eine brauchbare Apparatur zu konstruieren, mit deren Hilfe die gesteckten Ziele erreicht werden konnten.

Abschnitt I.

Das Samenmaterial.

Für unsere Untersuchungen mußten Samen verwendet werden, die hohe Lichtempfindlichkeit neben möglichst vollkommen fehlender Keimung im Dunkeln und möglichst geringe Keimdauer aufwiesen. Eine Sorte, die auch im Dunkeln keimt, ist für die Versuche durchaus ungeeignet, da die keimenden Samen den Verlauf der Atmungskurve im Dunkeln vollständig verschieben würden. Lange Keimdauer aber würde die Versuche aus naheliegenden Gründen durchaus unmöglich machen. Als geeignetes Material kamen in erster Linie Tabaksamen in Frage, die sich aber, wie aus den bisherigen Untersuchungen (Honing, 1926; Wieser, 1927) hervorgeht, recht verschieden verhalten können. Eine Reihe von im Botanischen

Garten Tübingen gezogenen Samenproben verschiedener Herkunft stand mir zur Verfügung, die zunächst auf ihre Eignung im oben genannten Sinn geprüft werden mußten. Das geschah zunächst in der Vermehrung des Botanischen Gartens bei stark schwankender Temperatur (ca. 20—30° C), sodann im Keimapparat mit konstant 30° (Schwankung $\pm$ $^1/_{10}$° C). Über den dabei verwendeten Keimapparat vgl. Rao (1925) und Wieser (1927). Die Samen kamen in kleine Petrischalen von 3,5 cm Durchmesser auf eine vierfache Lage von säurefreiem Filtrierpapier, das mit 1,2 ccm dest. Wasser befeuchtet worden war, und zwar in eine jede Schale stets 100 Stück. Verdunkelt wurde wie bei Bihlmeier (1927) durch schwarze Pappstürze, der Thermostat mittels eines schwarzen Tuches. Um eine Erwärmung des Thermostaten durch die Beleuchtung zu vermeiden, wurden die Lampen stets mit Wasserkühlung versehen (vgl. Rao 1925). Die Samen wurden stets innerhalb weniger Minuten bei schwachem rotem Licht eingelegt, so daß Lichteinfluß beim Einlegen ausgeschlossen war (vgl. Wieser, 1927).

Tabelle 1.

Verzeichnis der geprüften Samensorten von *Nicotiana tabacum*.

Nr.	Samensorten	Bezeichnung
1	Amersforter-Tabak	a
2	Manissa (Türkei)	b
3	Wonkong Shangai	c
4	New South Wales (Australien) . .	d
5	*Nicotiana rustica* (ältere Ernte) .	e
6	*Nicotiana rustica* (4. Aug. 1928) .	f

Am wichtigsten war zunächst die Feststellung der Dunkelkeimprozente. Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 zusammengestellt; sie zeigt die Keimprozente der verschiedenen Samensorten im Dunkeln bei 30° C im Thermostaten; die Samen wurden nach $3^1/_2$ tägigem Verbleiben im Dunkeln ausgezählt.

Tabelle 2.

Versuch 1. Dunkelkeimung bei 30°.

	a	b	c	d	e	f
1.	42	4	0	2	0	4
2.	36	1	1	1	0	12
3.	34	2	1	2	0	6
4.	32	2	0	1	1	8
Durchschnitt	36	2,25	0,5	1,5	0,25	7,5

Sorte a war wegen des hohen Dunkelkeimprozents von 36 Keimlingen für die Versuche ungeeignet und wurde darum nicht weiter geprüft. Das geringste Keimprozent zeigt Sorte e mit nur 0,25%.

Versuch 2 wurde in der Vermehrung bei Dauerbelichtung ausgeführt. Die Samen wurden nach 1, 2, 4 und 5 Tagen ausgezählt, um neben der Keimkraft auch die Keimenergie der Samen zu prüfen. Eine Sorte, die zu langsam keimt, ist für die Ausführung von Atmungsmessungen ungünstig. Tabelle 3 zeigt das Resultat. Die angegebenen Werte sind Durchschnittswerte aus je 4×100 Samen.

Tabelle 3.

Versuch 2. Ermittlung der Keimprozente bei Dauerbelichtung in der Vermehrung.

nach Tagen	b	c	d	e	f
1	0	0	0	0	0
2	15	0	5	82	90
4	47	73	42	5,5	4
5	8	5	12	1	1,5
Summe	70	78	59	88,5	95,5

Nach einem Tag hatte noch keine Sorte gekeimt. Dagegen waren Sorte e und f nach 2 Tagen fast maximal ausgekeimt. Sorte c hatte alsdann immer noch nicht gekeimt, b und d nur zu 15 bezw. 5%. Nach 4 Tagen war die Keimung bei allen Sorten stark fortgeschritten. Sorte b und d keimten sehr unregelmäßig; nach 2 Tagen waren z. B. bei b 15%, nach weiteren 2 Tagen noch 47% gekeimt. Eine solche verzettelte Keimung würde die Atmungsuntersuchung sehr ungünstig beeinflussen, da sich die Samen nie in annähernd gleichem Zustand befänden, also die rasch keimenden Samen schon stark atmen würden, wenn die Spätlinge vielleicht erst anfingen, merklich zu atmen. Die Atmungskurve wäre also stets das Mittel für die verschiedenen Keimungsstadien. Um das so weit wie möglich zu verhindern, sollte nur eine solche Samenprobe zur Untersuchung verwendet werden, die verhältnismäßig gleichzeitig auskeimt. Solche Sorten waren in e und f gefunden, die beide schon nach 2 Tagen beinahe maximal gekeimt waren. Sorte c schied aus, weil die Keimung zu spät eintrat.

Für die Untersuchung der Atmung kamen somit nur die Sorten e und f in Betracht, die darum noch einer genaueren Festlegung des allgemeinen Keimverhaltens unterzogen wurden. Sorte f zeigt allerdings ein verhältnismäßig hohes Dunkelkeimprozent. Da aber von Sorte e nicht allzuviele Samen vorhanden waren und zu den Atmungsversuchen immerhin größere Mengen davon nötig waren, schien es ratsam, die Vorversuche mit Sorte f, die Hauptversuche mit Sorte e durchzuführen.

Allgemeines Keimverhalten der Sorte f. Über das Keimverhalten der Sorte f geben die folgenden Versuche Aufschluß. Die Dunkelkeimung mußte noch über eine längere Zeit als nur $3^1/_2$ Tage beobachtet werden. In Versuch 3 verblieben die Samen bis zu 6 Tagen im Dunkeln und wurden erst dann ausgezählt. Tab. 4 gibt die Werte wieder.

Tabelle 4.

Versuch 3. Dunkelkeimung der Sorte f bei 30°.

Nach Tagen	1	2	3	4	5	6	Durchschnitt
2	4	6	4	5	8	5	5,3
4	8	12	—	—	—	—	10
5	3	8	—	—	—	—	5,5
6	7	9	7	8	—	—	7,4

Das durchschnittliche Keimprozent war nach 6 Tagen nicht höher als nach 3 Tagen. Der Durchschnitt liegt bei 7%.

Versuch 4 galt der Ermittelung der notwendigen Belichtungszeit. Tabelle 5 zeigt die Ergebnisse bei verschieden langer Belichtungszeit bei einer Vorquellung von 20 Stunden und einer Lichtintensität von 250 MK.

Tabelle 5.

Versuch 4. Keimung von Sorte f bei verschieden langer Belichtungszeit.

Vorquellung 20 Std. Lichtintensität 250 MK. Temp. 30°.

Belichtung in Std.	1	2	3	Durchschnitt
$^1/_4$	26	28	29	27,6
1	45	46	49	46,6
4	55	58	43	52,0
8	57	53	54	54,6

Ausgezählt wurde 2 Tage nach der Belichtung. Diese Zeit der Nachwirkung war genügend, da in der Vermehrung schon nach 2 Tagen annähernd maximales Keimprozent erreicht war (vgl. Versuch 2). 1 Stunde Belichtung genügt noch nicht ganz, um das Höchstkeimprozent zu erreichen. Bei 4stündiger Belichtung steigt das Keimprozent noch von 46,6 auf 52%; bei 8stündiger Belichtung wird das Keimprozent nur noch um 2% hinaufgedrückt. Die Verhältnisse in der Vermehrung bei Dauerbelichtung lagen also wesentlich günstiger als bei vorübergehender Belichtung. Bei den Atmungsversuchen mußte allerdings von allzu langer Belichtung abgesehen werden, um den Einfluß möglichst kurzer Belichtungszeiten zu erfassen. Bei diesen Versuchen sollte darum nur 1 Stunde belichtet werden, da ja hierdurch schon ein ziemlich hohes Keimprozent erreicht wird (46,6 %).

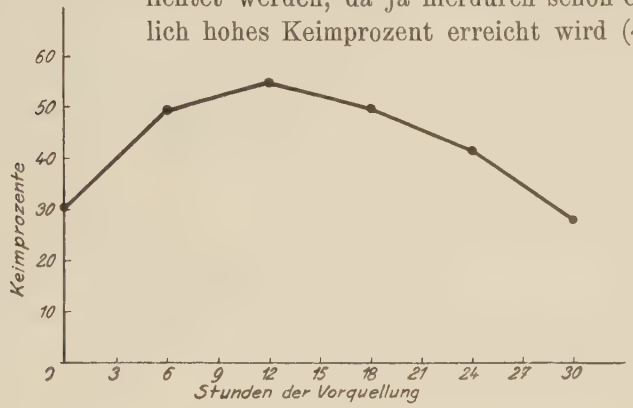


Fig. 1.

Versuch 5. Keimung von Sorte f nach verschieden langer Vorquellung bei gleicher Lichtintensität von 250 MK. Temp. 30°.

Nach Bihlmeier (1927) spielt die Zeit der Vorquellung eine erhebliche Rolle bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. Aus diesem Grunde schien es ratsam, die Zeit der stärksten Einwirkung des Lichtes zu ermitteln, d. h. die optimale Quellungszeit, wie sie Bihlmeier genannt hat. Die Samen wurden zu diesem Zwecke bei Versuch 5 nach verschieden langer Vorquellung im Dunkeln mit einer Intensität von 250 MK 1 Stunde lang belichtet. Auch hier zählte ich 2 Tage nach der Belichtung aus.

Bei 12 Stunden liegt das Optimum bei 55%. Das Keimprozent fällt bei längerer Vorquellung wieder ab und zwar ziemlich rasch, so daß schon nach 30 Stunden Vorquellung nur noch 28% auskeimen. Das Ergebnis ist in Fig. 1 graphisch dargestellt.

Allgemeines Keimverhalten der Sorte e. Sorte e zeigte im wesentlichen ähnliches Keimverhalten wie Sorte f. Das Dunkelkeimprozent, das Versuch 6 ergab, war sehr günstig. Von den 1000 untersuchten Samen keimten nur 3 aus. In Tabelle 6 sind die Einzelwerte aus je 100 Samen ersichtlich.

Tabelle 6.

Versuch 6. Dunkelkeimung der Sorte e.
Temp. 30°.

Nach Tagen	1	2	3	4	5	6	Durchschnitt
2	2	0	0	0	—	—	0,5
5	0	0	0	0	0	1	0,16

In Versuch 7 wurde mit verschiedener Intensität nach einer Vorquellung von 15 Stunden belichtet. Tabelle 7 gibt die erhaltenen Werte wieder.

Tabelle 7.

Versuch 7. Keimung von Sorte e bei verschiedener Belichtung und 15stündiger Vorquellung.

Dauer der Belichtung in Std.	Intensität in MK	1	2	3	4	Durchschnitt
1	250	52	53	52	54	52,75
3	450	80	66	76	—	74,00

Eine einstündige Belichtung mit einer Intensität von 250 MK ergibt noch keine maximale Keimung. Da es ratsam war, die Belichtungszeit nicht allzusehr zu steigern, wurde eine starke Lichtquelle benutzt. Nach dem Produktgesetz hat ja starke Intensität und kurze Dauer dieselbe Wirkung wie geringe Intensität und längere Dauer der Belichtung. Eine 3stündige Belichtung mit 450 MK ergab ein Keimprozent von 74.

Die Vorversuche mit Sorte f (vgl. Versuch 9 und Versuch 5) legten zwischen Atmung im Dunkeln und Vorquellung eine enge Beziehung nahe, die darum noch durch eingehendere Versuche untersucht werden sollte. Dazu mußte die Vorquellung genauer als bisher berücksichtigt werden. Die einzelnen Versuche wurden in kürzeren Zeitabschnitten, von 3 zu 3 Stunden, statt wie bisher

von 6 zu 6 Stunden durchgeführt, und die Vorquellung bis zu 96 Stunden ausgedehnt. Die Belichtung wurde nicht optimal gewählt, um den Gipfelpunkt klar zu erfassen. Nach Bihlmeier (1927) kann ungünstige Quellungszeit durch erhöhte Lichtintensität wieder ausgeglichen werden. Bei einer Belichtung mit 450 MK wäre es demnach möglich gewesen, daß die Werte direkt vor und nach dem Gipfelpunkt durch die starke Lichtintensität trotz der ungünstigen Quellungszeit maximale oder fast maximale Größe erreicht hätten; die Kurve würde infolgedessen an dieser Stelle zu flach verlaufen. Um dies zu vermeiden, wurde mit einer Lichtintensität belichtet, die selbst bei optimaler Quellungszeit kein Höchstkeimprozent hervorruft. Ein Hinaufdrücken der Werte vor

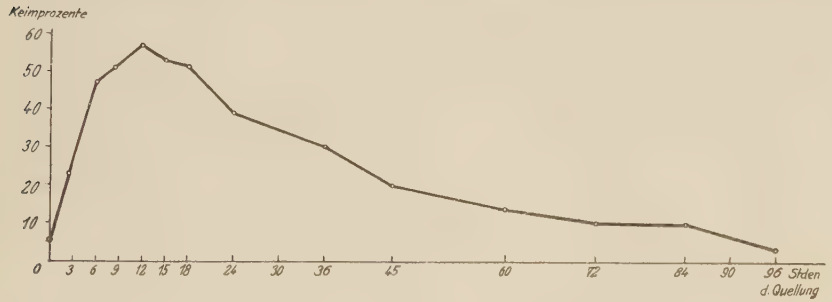


Fig. 2.

Versuch 8. Keimung von Sorte e nach verschieden langer Vorquellung bei gleicher Belichtung mit 250 MK. Temp. 30 °.

und nach dem Maximum war dadurch ausgeschlossen. Als Intensität wurden 250 MK gewählt. Zur Ermittelung eines jeden Wertes von Versuch 8 kamen 800 Samen zur Untersuchung. Ausgezählt wurde 4 Tage nach der Belichtung. Fig. 2 gibt einen Überblick über die Ergebnisse.

Die optimale Quellungszeit liegt auch hier, wie bei Sorte f, bei 12 Stunden. Auf einen verhältnismäßig steilen Anstieg folgt zunächst ein rascher Abfall, der sich nach und nach immer mehr verringert, so daß die Kurve sich mehr und mehr abflacht; von 60 Stunden ab ist dagegen nur noch ein ganz geringer Abfall zu beobachten.

Abschnitt II.

Vorversuche.

A. Methodik.

Nach unseren bisherigen Ausführungen sollte also die Sauerstoffaufnahme und die Kohlensäureabgabe möglichst sofort bei Beginn der Quellung und in möglichst kurzen Zeitintervallen bestimmt werden. Daß es sich dabei um sehr geringe Beträge handeln würde, war von vornherein zu erwarten und erschwerte die Untersuchung außerordentlich. Zunächst mußte natürlich einmal festgestellt werden, in welcher Größenordnung sich der Gaswechsel der quellenden Samen überhaupt bewegt.

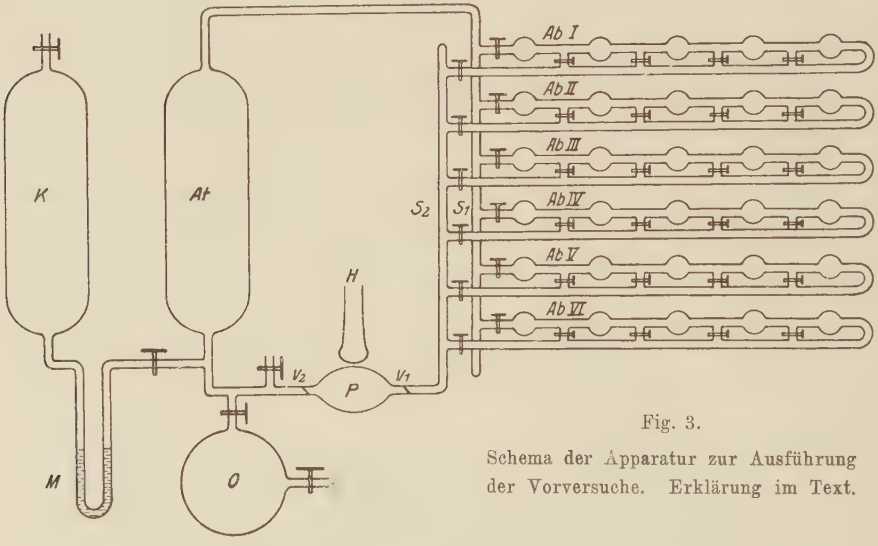


Fig. 3.

Schema der Apparatur zur Ausführung der Vorversuche. Erklärung im Text.

Zu diesem Zweck wurde eine Apparatur gebaut ähnlich der, wie sie Wetzel (1927) unter Benutzung des Regnault- und Reisetschen Prinzips verwendete. In einem geschlossenen Raum (vgl. das Schema Fig. 3) wird mit Hilfe einer Gummipumpe *P* ein konstanter Luftstrom erzeugt. Auf den Gummiball drückt ein kleiner Hammer *H*, der elektromotorisch bewegt wird; dadurch wird die Luft durch die Ventile V_1 und V_2 gepreßt. Die Luft passiert das Atmungsgefäß *At*, in dem die Samen auf feuchtem Filtrierpapier liegen, reißt die abgegebene Kohlensäure mit, die dann in Waschflaschen mit Barytwasser *Ab I* bis *Ab VI* absorbiert

wird. Als Waschflaschen wurden kleinere Gefäße als die von Wetzel verwendeten benutzt. Ihre Form ist aus Fig. 4 zu ersehen. Der Durchmesser beträgt 1,5 cm, die Höhe 31 cm. Die Barytlauge war $^1/_{10}$ normal. Titriert wurde mit Oxalsäure und zwar direkt in den Waschflaschen, um ein Umschütten der Flüssigkeit und dadurch eine Berührung mit atmosphärischer Luft zu vermeiden. Zur Erzielung vollständiger Absorption der Kohlensäure sind 5 Waschflaschen hintereinander geschaltet. Diese sind, wie bei Wetzel (1927) beschrieben, durch Röhren mit Hähnen untereinander verbunden, so daß in der ganzen Apparatur Druckausgleich hergestellt werden kann. 6 Sätze mit je 5 Absorptionsgefäßen sind nebeneinander geschaltet, und die Zu- und Ableitungen mit einer Sammelröhre S_1 und S_2 verbunden. Durch diese Anordnung können stets fünf aufeinanderfolgende Messungen leicht durchgeführt werden. Dazu brauchen jeweils nur die Hähne entsprechend umgestellt zu werden. Der Satz *Ab VI* ist mit Kalilauge gefüllt und dient der Absorption der atmosphärischen Kohlensäure vor Versuchsbeginn. Die Messung des verbrauchten Sauerstoffs geschieht nach derselben Methode, wie sie Wetzel beschrieben hat. Der freie Schenkel des Manometers *M* ist wie bei Wetzel mit einem Gefäß *K* verbunden, um den Einfluß von Barometerschwankungen auszuschalten.

Fig. 4. Absorptionsgefäß.

Die Anordnung der einzelnen Teile der Apparatur ist so gestaltet, daß das Atmungsgefäß allein lichtdicht verdunkelt werden kann. Eine Verdunkelung der ganzen Apparatur war unmöglich, weil eine schwache Beleuchtung bei den Ablesungen und Hahnumstellungen unumgänglich war.

Die Temperatur im Thermostaten war auf $^1/_5{}^0$ konstant.

B. Ausführung der Vorversuche.

1. Bestimmung der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe.

Schon bei den ersten Versuchen stellte sich heraus, daß die Temperaturkonstanz nicht hinreichend war; die Fehlergrenze war bei der geringen Ausbeute für den Sauerstoff, der manometrisch

bestimmt wurde, infolge Volumänderung bei den Temperaturschwankungen zu groß. Dies überrascht nicht weiter, wenn man die Hauptversuche betrachtet. Dort ruft z. B. eine Schwankung von $^2/_{100}{}^0$ schon ganz deutliche Fehler hervor (vgl. Fig. 11). Bei den Vorversuchen war aber die Temperatur nur auf $^1/_5{}^0$ konstant. Den Sauerstoffwerten darf daher keine Bedeutung zugemessen werden, sie seien deshalb hier nicht weiter berücksichtigt.

Die Samen (stets 1,5 g) wurden auch hier bei schwachem rotem Licht eingelegt, und das Atmungsgefäß gut verdunkelt. Ehe mit der Bestimmung von Kohlensäure begonnen wurde, mußte die atmosphärische Kohlensäure entfernt werden. Die Hähne der Apparatur wurden dafür so gestellt, daß die Luft durch Satz *Ab VI* strich, dessen Absorptionsgefäße mit Kalilauge gefüllt waren.

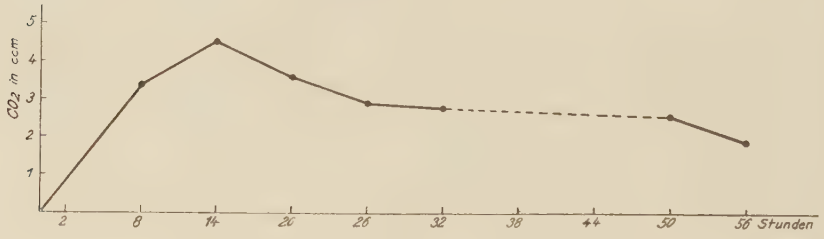


Fig. 5.

Versuch 9. Kohlensäureabgabe der Samensorte f im Dunkeln.

Dieser Vorlauf dauerte stets 2 Stunden. Die Kohlensäurebestimmungen wurden in Zeitintervallen von 6 Stunden vorgenommen. Eine kürzere Zeitdauer war nicht möglich, da sonst die Fehlerquelle zu groß geworden wäre, wie sich durch die ersten Versuche ergab. Die erhaltenen Werte sind in Kubikzentimeter umgerechnet.

Die ersten Versuche wurden im Dunkeln ausgeführt ohne nachherige Belichtung. Versuch 9 stellt den Durchschnitt aus drei Dunkelversuchen dar (vgl. Fig. 5). Von der 32. bis zur 44. Stunde wurde die Kohlensäure in Kalilauge absorbiert und nicht gemessen. Die Barytgefäße wurden während dieser Zeit titriert, gereinigt und mit frischer Lauge gefüllt.

Die Kohlensäureabgabe steigt bis zu einem Maximum von 4,5 ccm an, das nach 14 Stunden erreicht wird, um dann wieder langsam abzufallen.

Den entsprechenden Versuch 10 mit Belichtung nach 20 Stunden Vorquellung, einer Intensität von 250 MK und 6stündiger Belichtungsdauer zeigt Fig. 6. Das Maximum der Atmung im Dunkeln liegt, wie zu erwarten war, bei 14 Stunden. Durch die Belichtung wird also ein weiterer Abfall der Kurve verhindert; diese steigt zuerst langsam, dann rascher an.

Die bisher angestellten Vorversuche gaben Anlaß zu noch weiteren Versuchen. Bei Vergleichung der Kurven Fig. 5 und Fig. 1 fällt das annähernde zeitliche Zusammenfallen der Maximalwerte (14 bezw. 12 Stunden) auf. Bedenkt man die großen Zeitintervalle von 6 Stunden zwischen den Einzelmessungen, so fällt ein Unterschied von 2 Stunden nicht stark ins Gewicht. Infolgedessen trat die Frage auf, ob die beiden Kurven parallel gehen.

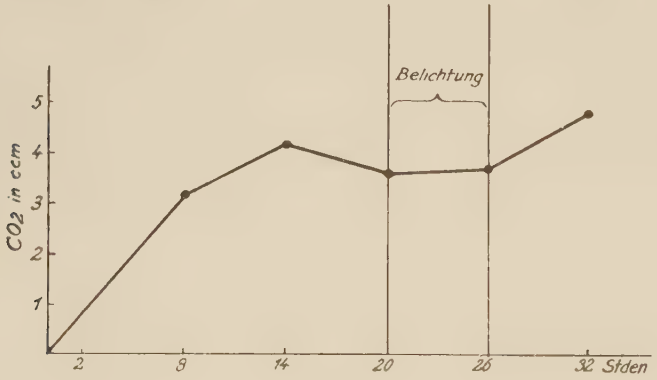


Fig. 6.

Versuch 10. Kohlensäureabgabe der Samensorte f im Licht.

Nunmehr sollte die Abhängigkeit der Keimprozente von der Dauer der Vorquellung noch näher untersucht werden. Um den Einfluß der Vorquellung noch schärfer festzulegen, wurde die sukzessive Wasseraufnahme in aufeinanderfolgenden Stunden bestimmt.

2. Bestimmung der Wasseraufnahme.

Zu jeder Bestimmung wurden 1,5 g Samen verwendet. Die Samen kamen auf genügend feuchtes Filtrierpapier in große Petrischalen. Sie wurden wieder bei schwachem rotem Licht eingelegt. Sie verblieben dann eine bestimmte Zeit im Dunkeln bei 30° im Thermostaten. Vor der Wägung wurden die Samen zwischen Filtrier-

papier abgetrocknet, um oberflächlich anhaftendes Wasser zu entfernen. Gewogen wurde in kleinen Wägegläschen. Fig. 7 veranschaulicht das Ergebnis dieses Versuchs 11.

In den ersten 3 Stunden steigt also die Wasseraufnahme rasch an und nimmt dann bis zur 12. Stunde nur noch wenig zu. Die Wasseraufnahme ist nach 12 Stunden beendet. Aufgenommen wurden insgesamt 49% des Lufttrockengewichts der Samen. Also auch hier ist das Maximum nach 12 Stunden erreicht. Auf die Beziehung der drei Kurven Fig. 1, Fig. 5 und Fig. 7 zueinander soll erst später eingegangen werden.

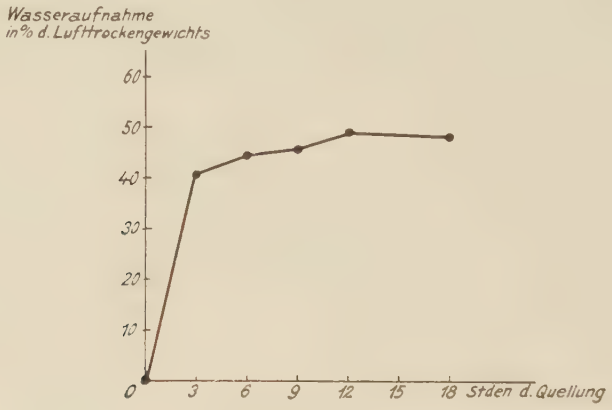


Fig. 7.

Versuch 11. Wasseraufnahme der Samensorte f nach verschieden langer Quellung.

3. Folgerungen aus den Ergebnissen der Vorversuche.

Die Vorversuche zeigen deutlich, daß die Apparatur noch keineswegs den Anforderungen entspricht. Wenn die Temperatur konstanter gehalten worden wäre, so daß die dadurch bedingten Temperaturschwankungen wegfielen, wäre wohl eine Sauerstoffmessung möglich gewesen. Aber auch sonst mußte die Genauigkeit noch erhöht werden. Eine Bestimmung von 6 zu 6 Stunden war viel zu ungenau. Die Messungen sollten mindestens jede Stunde vorgenommen werden, um den Wendepunkt der Atmungskurve scharf zu erfassen. Eine Herabsetzung der Versuchszeit von 6 auf 1 Stunde hätte aber zur Folge, daß die noch annehmbare Fehlergrenze von 3% für Kohlensäure auf etwa 16% hinaufgedrückt

würde. Eine entsprechend höhere Fehlergrenze würde sich auch für die Sauerstoffmessung ergeben. Eine Titration mit n/50 oder n/100 Lösung schien wegen der großen Empfindlichkeit der Barytlauge gegen den Einfluß der atmosphärischen Kohlensäure unmöglich. Die Werte für Kohlensäure und Sauerstoff dadurch zu erhöhen, daß mehr Samenmaterial zu den einzelnen Bestimmungen verwendet wurde, hätte wohl wenig Zweck gehabt. Es wäre dann nötig gewesen, ein viel größeres Atmungsgefäß zu benutzen, da die Samen zur Belichtung flach ausgebreitet liegen müssen. Ein größeres Volumen der Apparatur würde aber die Genauigkeit aus den auf S. 554 angeführten Gründen nur wieder herabgesetzt haben. Außerdem würde auch hierdurch die Sauerstoffmessung erschwert werden. Nimmt man an, daß die Manometerflüssigkeit auf $^1/_2$ mm genau eingestellt werden kann, so entspricht das bei einem Volumen von 800 cbcm einer Fehlergrenze von etwa 7%, bei einer Vergrößerung des Volumens auf das Doppelte folgt dann ein Fehler von etwa 14%.

Demnach mußte die Methodik noch wesentlich verfeinert werden. Und dazu eignete sich das bei der beschriebenen Apparatur verwendete Prinzip nicht.

Abschnitt III.

Hauptversuche.

A. Methodik.

Nach Versagen der bisher verwendeten Apparatur für unseren Zweck sahen wir uns zunächst nach von anderen Autoren verwendeten und eventuell für unsere Problemstellung verwendbaren Apparaturen um. Die in der Literatur beschriebenen Mikrorespirationsmethoden beruhen meist auf dem Prinzip manometrischer Bestimmungen; so die Methode von Warburg (1919), die aber nur für kurzdauernde Versuche geeignet ist. Bei fortlaufenden Untersuchungen, die über Tage hin ausgedehnt werden sollen, hat sie den großen Nachteil, daß die Sauerstoff- und Kohlensäurekonzentration in der Apparatur sich stark ändert. Auch ist die Versuchsanordnung für keimende Samen nicht zu verwenden. Die Samen müssen auf feuchtem Filtrierpapier liegen, dürfen aber nicht in einer Flüssigkeit geschüttelt werden. Von Ruhland und Ullrich (1928) ist ebenfalls ein Mikrorespirationsapparat verwendet worden.

Auch hier wird Sauerstoff und Kohlensäure manometrisch bestimmt. Es wird zunächst die Differenz CO_2—O_2 bestimmt, hierauf durch Einbringen von Natronlauge in das Atmungsgefäß die Kohlensäure absorbiert; daraus ergibt sich dann der Wert für den aufgenommenen Sauerstoff. Aus den beiden Messungen errechnet sich leicht der Wert für die abgegebene Kohlensäure. Aber auch diese Methode ist wie die Warburgsche für fortlaufende Untersuchungen nicht brauchbar, so große Vorteile sie auch für Einzelbestimmungen aufweisen mag.

Aus diesen beiden Methoden ist ersichtlich, daß mit einer manometrischen Bestimmung des Gaswechsels die größte Genauigkeit erzielt werden kann. Dr. Fischbeck machte mich nun auf eine weitere Ausarbeitung dieses Prinzips aufmerksam, wie es in der Tierphysiologie schon von Heller (1925) benutzt wurde. Über die Genauigkeit der Apparatur sagt Heller: „Der Apparat, wie wir ihn benutzen, zeigt die Abnahme von 1 cbcm Gas durch Niveaudifferenz von 16 mm am Differentialmanometer an". Es entspricht demnach 1 mm Ausschlag $^1/_{16}$ cbcm = 0,06 cbcm Gasabnahme. Bei einer stündlichen Ausbeute von etwa 0,5 cbcm (in 6 Std. 3,2 cbcm nach Versuch 10) bedeutet das immerhin noch eine Fehlergrenze von rund 10%, die sich für die Differenzbestimmung CO_2—O_2 noch beträchtlich erhöhen würde. Auch diese Apparatur war somit nicht ohne weiteres verwendbar, sondern mußte noch verbessert werden, um sie genügend empfindlich zu gestalten.

Meine Methodik beruht auf dem Prinzip, abgeschiedene Kohlensäure und aufgenommenen Sauerstoff manometrisch zu bestimmen.

1. Messung des Sauerstoffs.

In einem geschlossenen Raum (vgl. das Schema Fig. 8) wird mit Hilfe einer Pumpe *P* ein Luftstrom erzeugt. Die abgeschiedene Kohlensäure wird in Kalilauge absorbiert (*Ab*). Dadurch muß, wenn Sauerstoff von den Samen aufgenommen wird, in der Apparatur ein Unterdruck entstehen, den das Manometer M_2 anzeigt. Aus der Sauerstoffvorratsflasche *O* wird dann so viel Sauerstoff in die Apparatur gedrückt, bis das Manometer wieder den ursprünglichen Druck anzeigt. Die Menge des einströmenden Sauerstoffs wird folgendermaßen gemessen. Vor Versuchsbeginn herrscht in der Apparatur und in der Sauerstofflasche gleicher Druck. Haben nun die Samen Sauerstoff aufgenommen, so wird beim Öffnen des

Hahns *14* zunächst ein Teil des verbrauchten Sauerstoffs ersetzt. Es wird nun so lange Sauerstoff aus der Sauerstofflasche ausströmen, bis in der Apparatur und in der Sauerstofflasche gleicher Druck herrscht, in beiden also ein geringerer als zu Versuchsbeginn. Man läßt alsdann aus der Bürette *B* (vgl. Fig. 18) so viel Wasser in die Sauerstofflasche fließen, bis das Manometer den ursprünglichen Druck anzeigt. Dabei ist selbstverständlich Hahn *14* offen, so daß weiterer Sauerstoff in die Apparatur einströmen kann.

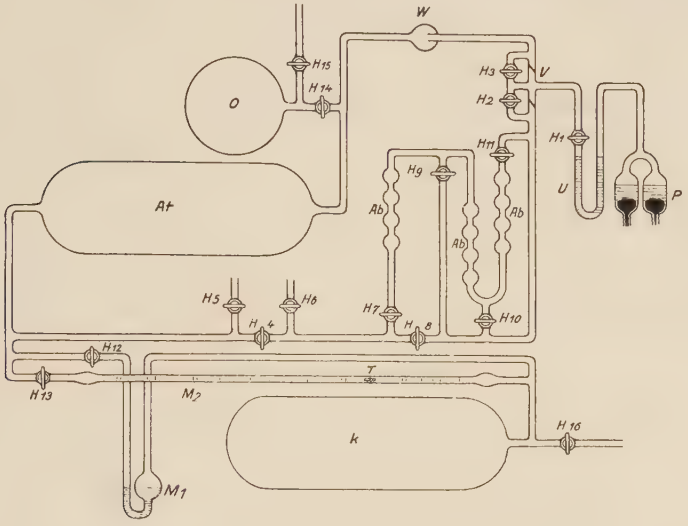


Fig. 8.

Schema der Apparatur zur Ausführung der Hauptversuche. Erklärung im Text.

Die Menge des zugeflossenen Wassers entspricht direkt der Menge des verbrauchten Sauerstoffs. Auf diese Weise kann der von den Samen in der Zeiteinheit verbrauchte Sauerstoff leicht bestimmt werden.

2. Messung der Kohlensäure.

Setzt man hierauf eine gewisse bestimmte Zeit (z. B. $^1/_2$ Std.) lang die Pumpe außer Betrieb, so wird die Kohlensäure nicht absorbiert. In der Apparatur entsteht entweder ein Überdruck, wenn $\frac{CO_2}{O_2} > 1$ ist, oder ein Unterdruck, wenn $\frac{CO_2}{O_2} < 1$ ist, worauf das

Manometer M_2 entsprechend reagiert. Das Manometer M_2 ist geeicht; infolgedessen kann direkt in Kubikzentimetern abgelesen werden, wie groß die Differenz $CO_2 - O_2$ ist. Die Menge des verbrauchten Sauerstoffs in der Zeiteinheit ist bekannt. Hieraus und aus der Differenz $CO_2 - O_2$ berechnet sich dann CO_2 für die Zeiteinheit. Es ist

$$CO_2 = O_2 + (CO_2 - O_2),$$

wobei der Ausdruck $(CO_2 - O_2)$ für $\frac{CO_2}{O_2} > 1$ einen positiven, für $\frac{CO_2}{O_2} < 1$ einen negativen Wert ergibt.

Tabelle

	Dauer der Teilbestimmung in Min.	Pumpe	Bestimmung von	Absorption von CO_2
A	30	in Ruhe	$CO_2 - O_2$	—
B	30	in Gang	O_2	die in A + B abgeschiedene Menge
C	30	in Ruhe	$CO_2 - O_2$	—

Da die Atmung sich bei den quellenden, bezw. keimenden Samen fortgesetzt ändert, wird der Berechnung von $CO_2 - O_2$ nicht einfach der Wert 2 $(CO_2 - O_2)$ — wenn die Differenzbestimmung halb so lang dauert wie die Sauerstoffbestimmung — zugrunde gelegt, sondern die nachfolgende Differenzbestimmung wird stets mit berücksichtigt. Dies sei in einem Schema (Tab. 8) veranschaulicht.

Beschreibung der Einzelteile der Apparatur.

a) Der Thermostat.

Für eine manometrische Bestimmung des Gaswechsels ist weitestgehende Temperaturkonstanz unerläßliche Vorbedingung. Die Apparatur kam in einen Wasserthermostaten, der mittels Toluolregulators auf $^1/_{200}{}^0$ C konstant gehalten werden konnte. Der Thermostat besaß eine Höhe von 50 cm, eine Breite von 50 cm und eine Tiefe von 50 cm. An allen Seiten waren Glasscheiben eingesetzt; drei Seiten waren mit dickem Flauschstoff bekleidet, die vierte Seite blieb frei, um ungehindert ablesen zu können. Die Form des Thermoregulators ist aus Fig. 9 zu ersehen.

Die mit Toluol gefüllten Glasröhren bedeckten die ganze Bodenfläche des Thermostaten. Über diesen Röhren befand sich ein Drahtnetzgestell, auf das die Apparatur gestellt wurde. Das Drahtnetz war bei genügender Festigkeit doch noch so weitmaschig, daß das Wasser ungehindert zirkulieren konnte. Geheizt wurde mit Gas. In die Gaszuleitung war eine Ventilschraube nach Ostwald eingeschaltet, so daß stets eine kleine Sparflamme brannte. Die Schwankungen im Gasstrom erwiesen sich aber als so groß, daß zunächst eine Temperaturkonstanz des Thermostaten nicht erzielt werden konnte. Auch nach Einschalten eines Glyceringas-

8.

Erhaltener Wert für $CO_2—O_2$ in ccm	Berechneter Wert für $CO_2—O_2$ in ccm	Verbrauchter Sauerstoff in ccm	$CO_2—O_2$ in ccm	Abgeschiedene Kohlensäure in ccm
a	—	b	$a + \frac{a+c}{2}$	$\left(a + \frac{a+c}{2}\right) + b$
—	$\frac{a+c}{2}$			
c	—	—	—	—

druckreglers, wie sonst allgemein üblich, waren die Schwankungen noch zu groß; der Druckregler war nicht fein genug. Die Schwankungen konnten jedoch durch einen Gasdruckregler, der mir von cand. rer. nat. Luz für diesen Zweck konstruiert wurde, vollständig behoben werden. Er besteht aus einer 55 mm weiten U-Röhre, die im unteren Teil etwas verengt ist (Fig. 10). Der eine Schenkel ist durch einen doppelt durchbohrten Gummistopfen gasdicht verschlossen.

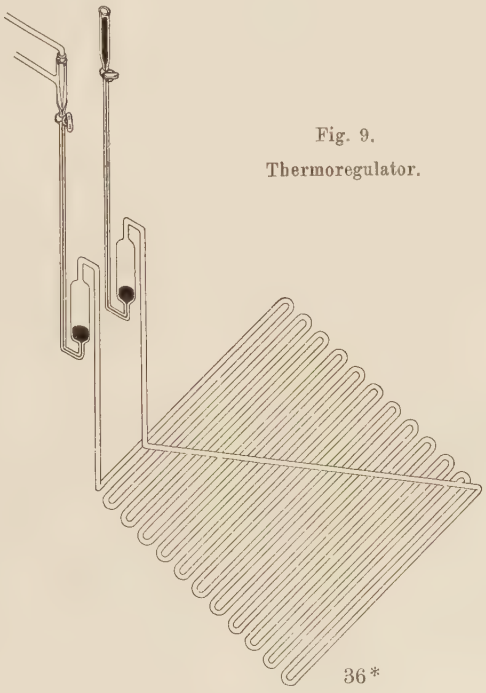


Fig. 9.
Thermoregulator.

Durch die eine Bohrung geht eine Messingröhre *M*, die der Gaszufuhr, durch die zweite Bohrung eine Glasröhre *G*, die der Gasableitung dient. Die Messingröhre ist 5 mm weit und an ihrem unteren Ende zugelötet. Das Gas tritt durch einen 0,2 mm schmalen Spalt aus. Über dieser Messingröhre läuft eine zweite Röhre als Schieber *S*, an dem ein Schwimmer *Sch* aus Glas starr befestigt ist. Der Schieber muß leicht laufen, darf aber auch nicht zu locker sitzen, da sonst kein ausreichender Verschluß des

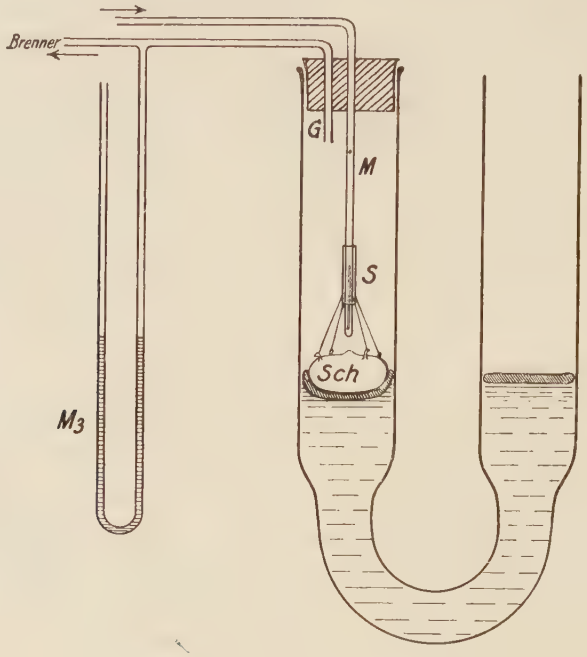


Fig. 10.
Gasdruckregler. Erklärung im Text.

Spaltes gewährleistet ist. Der Schwimmer ist aus sehr dünnem Glas gefertigt, er hat einen Durchmesser von 50 mm und eine Höhe von 20 mm. Die U-Röhre ist mit Wasser gefüllt, und dieses, um einer Verdunstung vorzubeugen, mit Öl überschichtet. Wird nun der Gasdruck stärker, so wird der Druck im einen Schenkel der U-Röhre größer, die Flüssigkeitssäule in diesem Schenkel wird also sinken. Der Schwimmer zieht infolgedessen den Schieber nach abwärts, und der Spalt, aus dem das Gas

ausströmt, wird kleiner. Strömt weniger Gas aus, so wird der Druck wieder geringer, die Flüssigkeit und mit ihr der Schwimmer werden steigen. Dadurch wird der Spalt wieder größer. Der Gasdruck kann auf diese Weise sehr genau reguliert werden. Um eine gewisse Menge Gas fortgesetzt ausströmen zu lassen, ist ein Sparloch im Messingröhrchen angebracht. Das Manometer M_3 dient als Kontrolle für die Zuverlässigkeit des Gasdruckreglers.

Das Wasser des Thermostaten wurde durch einen Rührer in ständiger Bewegung gehalten. Dadurch herrschte im ganzen Thermostaten stets die gleiche Temperatur. Kontrolliert wurde mit einem $^1/_{100}{}^0$ Thermometer, abgelesen wurde mittels Fernrohrs. Es konnten so $^1/_{200}{}^0$ noch einwandfrei bestimmt werden.

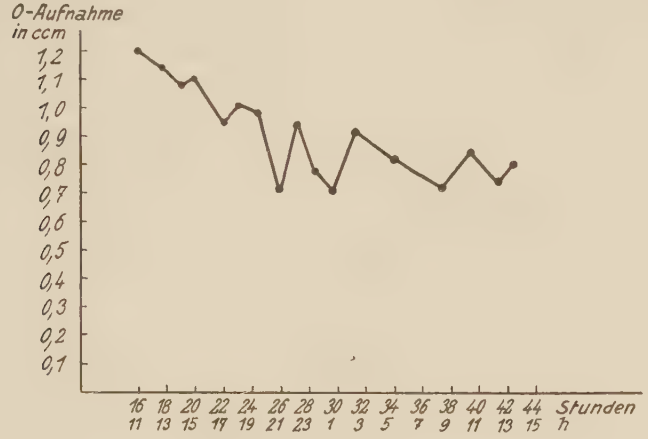


Fig. 11.

Sauerstoffaufnahme der Samensorte e bei schwankender Temp. (Schwankung: $\pm\, ^1/_{100}{}^0$.)

Wie wichtig eine solche hohe Temperaturkonstanz ist, geht aus den beiden Kurven (Fig. 11 u. 12) hervor. Kurve Fig. 11 stellt einen Teil der Sauerstoffkurve eines Dunkelversuchs dar. Die Temperatur schwankte hier ausnahmsweise um $+\, ^1/_{100}{}^0$. In der Nacht sank die Außentemperatur infolge der strengen Kälte, die zu dieser Zeit herrschte, sehr stark. Die Gasflamme unter dem Thermostaten konnte aber nicht rasch genug reguliert werden.

Die dadurch bedingten Schwankungen sind ganz erheblich, sie betragen bis zu 25%. Kurve Fig. 12 veranschaulicht den entsprechenden Kurvenast eines anderen Dunkelversuchs; die Temperatur war hier um $^1/_{200}{}^0$ konstant. Aus einer Vergleichung der beiden Kurven geht die Notwendigkeit einer größtmöglichen Temperaturkonstanz einwandfrei hervor.

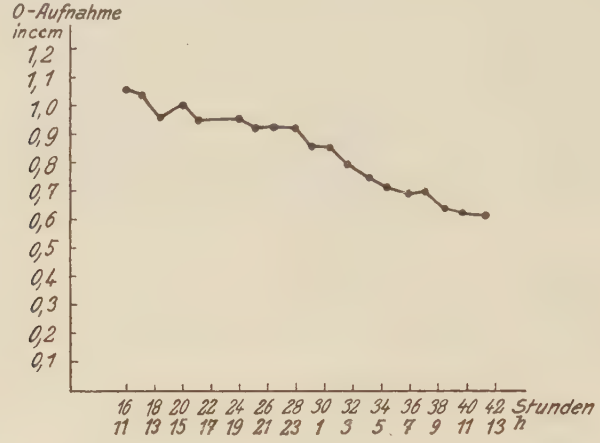


Fig. 12.
Sauerstoffaufnahme der Samensorte e bei konstanter Temp.
(Konstanz: $^1/_{200}{}^0$.)

b) Das Atmungsgefäß.

Das Atmungsgefäß soll verschiedenen Anforderungen entsprechen. Je kleiner es ist, desto kleiner ist auch der schädliche Raum der Apparatur. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß ein kleiner Raum leichter auf konstanter Temperatur zu halten ist als ein großer. Ferner ist in einem kleinen Gefäß leichter eine gute Luftzirkulation zu erreichen als in einem Gefäß von relativ großem Ausmaß. Das Atmungsgefäß soll demnach möglichst geringes Volumen besitzen.

Die Samen müssen flach ausgebreitet sein, sie dürfen nicht übereinander liegen oder sich teilweise bedecken. Es könnte hierdurch einmal die keimungsauslösende Wirkung des Lichtes bei den verdeckten Samen nicht zur Geltung kommen, und andererseits wäre eine gleichmäßige Quellung der Samen auf der feuchten Unterlage keineswegs gesichert, vgl. dazu auch Bihlmeier (1928, S. 85).

Bei zu dichter Lagerung der Samen erhielt Bihlmeier weniger Keimprozente, als wenn die Samen sich gegenseitig nicht berührten. Bihlmeier zeichnete Quadrate auf Filtrierpapier mit 3, 2 und 1 cm Kantenlänge und erhielt entsprechend 69%, 64% und 54% Keimungen. Alle lichtempfindlichen Samen sind sehr klein. Sie nehmen infolgedessen bei nicht allzu dichter Lagerung eine relativ große Fläche ein. So wiegen z. B. 1000 der zur Untersuchung benutzten Samen von *Nicotiana rustica* 0,2535 g. Die Form des Atmungsgefäßes muß demnach derart beschaffen sein, daß bei möglichst geringem Rauminhalt eine möglichst große Fläche zur Ausbreitung der Samen zur Verfügung steht. Als günstigste Form

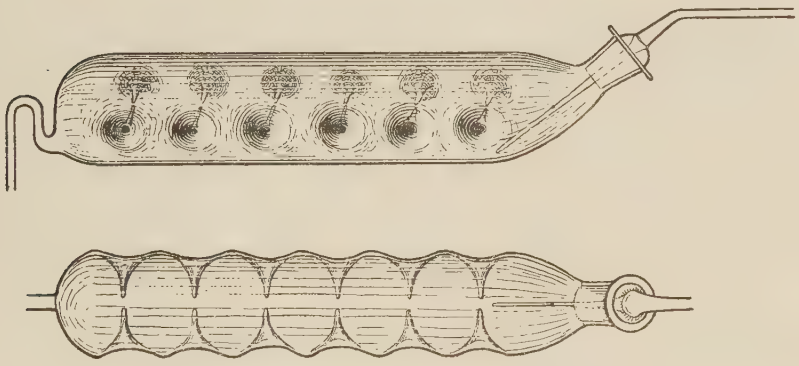


Fig. 13.
Atmungsgefäß von der Seite und von oben gesehen.

erschien Zylinderform. Diese bietet ferner den Vorteil einer guten Durchlüftung des Gefäßes. Der Luftstrom zieht im wesentlichen der Länge nach durch das Gefäß. Aus diesem Grund ist es nicht ratsam, eine zu breite Gefäßform zu wählen, da es sonst in den seitlichen Partien leicht zu einer Kohlensäureansammlung kommen kann. Das Atmungsgefäß (Fig. 13) hatte einen Durchmesser von 5,5 cm, seine Länge betrug 33 cm.

Die Samen kamen während des Versuchs auf eine sechsfache Lage säurefreien feuchten Filtrierpapiers. Ein Drahtgestell als Unterlage für Papier und Samen zu benutzen, wie es Frietinger (1927) beschreibt, war wegen der Empfindlichkeit der Apparatur unmöglich; die Unterlage mußte vielmehr aus Glas gefertigt sein.

Zu diesem Zweck dienen Einstülpungen, die seitlich am Atmungsgefäß angebracht sind und die in der Mitte des Gefäßes beinahe zusammenstoßen. Auf diese Glaszäpfchen wurde das trockene Filtrierpapier gelegt, langsam befeuchtet und gleichzeitig ausgebreitet. Die Samen wurden alsdann durch einen winkelig gebogenen Trichter gleichmäßig auf das Filtrierpapier verstreut. Am vorderen Ende des Atmungsgefäßes war ein Glasschliff von 2,5 cm Durchmesser angebracht, so daß Filtrierpapier und Samen noch bequem eingeführt werden konnten. In diesem Schliff war eine fein ausgezogene Röhre eingeschmolzen, die etwa in der Mitte noch mit einer zweiten feinen Öffnung versehen war. Das Ende der Röhre reichte bis unter das Filtrierpapier. Der eintretende Luftstrom wird auf diese Weise geteilt. Ein Strom geht oberhalb des Filtrierpapiers und über die Samen hinweg, der andere unterhalb des Filtrierpapiers. Versuche mit eingeblasenem Zigarrenrauch zeigten, daß auf diese Weise eine sehr gute Luftzirkulation im ganzen Gefäß zustande kommt.

Das Filtrierpapier wurde mit 30 ccm gewöhnlich destillierten Wassers befeuchtet. Der Gedanke, bei 30° mit Kohlensäure gesättigtes Wasser zu verwenden, um eine Absorption von Kohlensäure durch das Wasser zu verhindern, erwies sich als nicht glücklich. Mit Kohlensäure gesättigtes Wasser gibt bei der geringen Kohlensäurekonzentration im Atmungsgefäß Kohlensäure ab und darf aus diesem Grunde nicht verwendet werden. Durch einen Leerversuch mit Filtrierpapier und gewöhnlich destilliertem Wasser zeigte sich, daß die Verwendung von dest. Wasser am geeignetsten war. Während einer halben Stunde ergab das Manometer keinen Ausschlag. Es wurde also keine meßbare Menge Kohlensäure abgegeben oder aufgenommen. Auch nach Stunden war noch keine Änderung des Manometerstandes zu verzeichnen. Dieser Versuch zeigte gleichzeitig auch, daß selbst nach Stunden während der Versuchszeit von 30 Minuten keine Kohlensäure von Filtrierpapier abgegeben wird. Diese Prüfung war notwendig, da Jauerka (1912) berichtet, daß feuchtes Filtrierpapier Kohlensäure abgibt; in welcher Zeit, und welche Menge Kohlensäure gebildet wird, hat Jauerka jedoch nicht angegeben. Auf dem Boden des Atmungsgefäßes befand sich stets etwas Wasser, da das Filtrierpapier 30 ccm Wasser nicht vollständig aufsaugte. Um ein Abfließen des Wassers bei leichtem Neigen der Apparatur zu verhindern, war die abführende Röhre direkt hinter dem Atmungsgefäß nach oben gebogen (vgl. Fig. 13).

Bei den Dunkelversuchen mußten die Samen vollständig vor Lichtzutritt geschützt werden. Eine Verdunkelung der ganzen Apparatur war wiederum wegen der häufigen Beobachtungen und

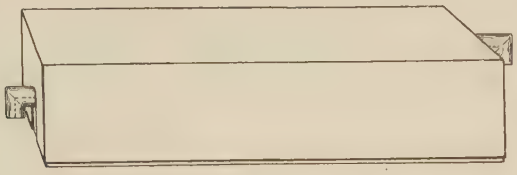


Fig. 14.
Zinkblechgehäuse zur Verdunkelung des Atmungsgefäßes.

Ablesungen unmöglich. Darum wurde nur das Atmungsgefäß verdunkelt. Dieses kam in ein Zinkblechgefäß (Fig. 14) mit lichtdicht schließendem Deckel.

Die zu- und abführende Röhre des Atmungsgefäßes war noch ein Stück weit von einer Zinkblechröhre umschlossen, die rechtwinkelig nach unten abgebogen wurde. Der Zwischenraum zwischen Glasröhre und Blechröhre war vollständig mit schwarzem Stoff ausgekleidet. Ein Eindringen von Licht durch die Öffnung der Blechröhre war dadurch völlig ausgeschlossen. Um ein Eindringen von Lichtstrahlen durch die Glasröhren selbst zu vermeiden, waren diese auf eine weite Strecke mit Picein geschwärzt und mehrmals spiralig gewunden (Fig. 15). Als weitere Vorsichtsmaßregel wurde noch über die Stelle von *a* bis *b* in Fig. 15 ein lichtundurchlässiges schwarzes Stoffsäckchen gezogen, das unten an der Glasröhre, oben an der Blechröhre mit Draht festgebunden war. Versuche mit den zu den Atmungsversuchen verwendeten Samen zeigten, daß diese Art der Verdunkelung

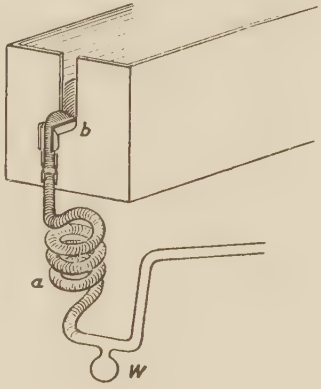


Fig. 15.
Picein-geschwärzte Spirale am Atmungsgefäß.

Fig. 16.
Waschflasche mit dest. Wasser.

durchaus hinreichend war. Die Samen keimten bei starker Belichtung der Apparatur nicht aus.

Um die Luft in der Apparatur stets wasserdampfgesättigt zu halten, strich die Luft, ehe sie in das Atmungsgefäß eintrat, durch eine kleine Waschflasche *W* (Fig. 16) mit destilliertem Wasser.

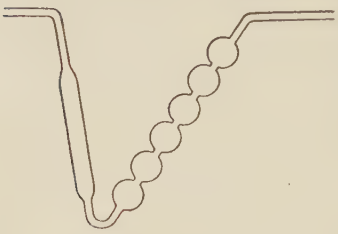


Fig. 17.
Absorptionsgefäß.

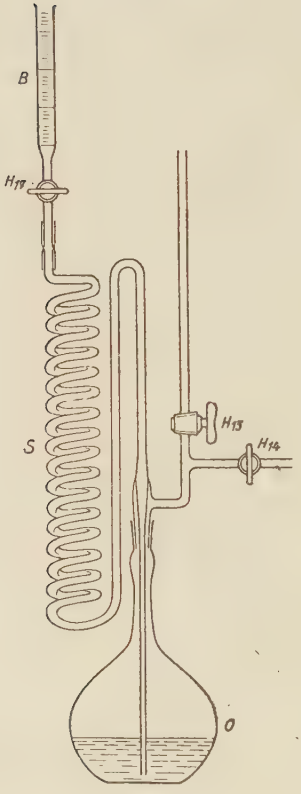


Fig. 18.
Sauerstoffvorratsflasche.
Erklärung im Text.

c) Die Absorptionsgefäße.

Die Form der Absorptionsgefäße ist aus Fig. 17 ersichtlich. Die Absorption in solchen Gefäßen ist besser als in geraden Waschflaschen. Deshalb wurden die auf S. 543 beschriebenen Absorptionsgefäße nicht mehr benutzt. Drei Absorptionsgefäße waren so hintereinander geschaltet, daß zwischen allen Druckausgleich hergestellt werden konnte (vgl. Schema Fig. 8). Auf die Notwendigkeit eines Druckausgleichs ist schon in Abschnitt II A hingewiesen worden. Als Absorptionsflüssigkeit kam 50proz. Kalilauge zur Verwendung, die von Zeit zu Zeit erneuert wurde. Eine Erneuerung nach jedem Versuch ist bei der geringen Menge abgeschiedener Kohlensäure unnötig. Fig. 8 zeigt die Anordnung des Absorptionssystems. Durch Öffnen von Hahn *7*, *8*, *9*, *10* und *11* wird Druckausgleich hergestellt. Während des Pumpens sind Hahn *8*, *9* und *10* geschlossen, Hahn *7* und *11* geöffnet. Eine vollständige Ausschaltung des Absorptionssystems wird durch Schließen der Hähne *7*, *8*, *9*, *10* und *11* ermöglicht. Diese Hahnstellung kommt während der Differenzbestimmung $CO_2 - O_2$ in Betracht, um eine vorzeitige Absorption von Kohlensäure durch die Kalilauge zu ver-

hindern. Auch bei Probe- und Leerversuchen ist es manchmal von Wert, das Absorptionssystem aus dem Gang des zirkulierenden Stromes (durch Schließen der Hähne *7*, *9*, *10* und *11*) ausschalten zu können.

d) Die Sauerstofflasche.

Um ein allzu häufiges Füllen der Sauerstofflasche zu umgehen, sollte diese nicht zu klein sein. Der Rauminhalt betrug 500 ccm. Fig. 18 zeigt diese Flasche mit Bürette und Ableitungsröhren. Durch Öffnen von Hahn *14* strömt Sauerstoff in die Apparatur, durch Öffnen von Hahn *15* kann in der Sauerstofflasche Atmosphärendruck hergestellt werden. Das Wasser, das bei der Messung des verbrauchten Sauerstoffs aus der Bürette zufließt, strömt zunächst durch eine lange Glasschlange, in der es auf 30° vorgewärmt wird. Glasschlange und Sauerstofflasche sind durch einen Schliff miteinander verbunden. Die Bürette ist in $^1/_{100}$ ccm eingeteilt. Die Flasche wurde mit Linde-Sauerstoff aus einer Bombe gefüllt. Um jede Spur von Kohlensäure zu entfernen, strich der Sauerstoff der Bombe erst noch durch eine Waschflasche mit Kalilauge.

e) Pumpe und Ventile.

Der Luftstrom wurde durch eine Quecksilberpumpe (Fig. 19) erzeugt. Eine Quecksilbersäule wird durch Heben und Senken der Niveaugefäße *N* im Pumpenrohr *P* auf und ab bewegt. Während des Pumpens ist Hahn *1* offen, Hahn *2* und *3* sind geschlossen. Durch die Bewegung des Quecksilbers entsteht in dem Raum zwischen den Ventilen V_1 und V_2 und dem Quecksilber ein Über-, bezw. ein Unterdruck. Durch den Überdruck wird Ventil V_1 geöffnet, Ventil V_2 geschlossen; infolgedessen wird Luft durch Ventil V_1 gepreßt. Durch den Unterdruck beim Senken der Quecksilbersäule wird Ventil V_1 geschlossen, aber Ventil V_2 geöffnet, und Luft wird angesaugt. Die Ventile V_1 und V_2 sind ähnlich den Stockschen Ventilen; sie bestehen aus kleinen konischen Glasstöpseln, die in die Ventilröhre eingeschliffen sind. Wenn die Ventile feucht werden, kleben sie leicht fest. Um dies zu verhindern, wurden die Glasstöpsel von Zeit zu Zeit mit Talk bestreut. Durch Öffnen von Hahn *2* und *3* kann der Raum zwischen den Ventilen mit der übrigen Apparatur auf gleichen Druck gebracht werden. Um eine genügend hohe Druck- und Saugwirkung zu erreichen, wurden zwei Flüssigkeitssäulen gleichzeitig bewegt. Die

Anordnung veranschaulicht Fig. 19. Die eine Quecksilbersäule fließt in einem gewöhnlichen Gasschlauch, die andere in einem Druckschlauch. Die Pumpenröhre und die Niveaugefäße besaßen einen Durchmesser von 2 cm. Wollte man zur Vereinfachung nur eine, aber doppelt so weite Röhre nehmen, so wäre die praktische Nutzwirkung doch nicht die gleiche, weil das Quecksilber nicht rasch genug durch die verhältnismäßig engen Schläuche fließt. Weitere Schläuche zu verwenden, dürfte wegen des großen Gewichts von Quecksilber wohl nicht ratsam sein. Ein Elektromotor bewegte die Niveaugefäße, die

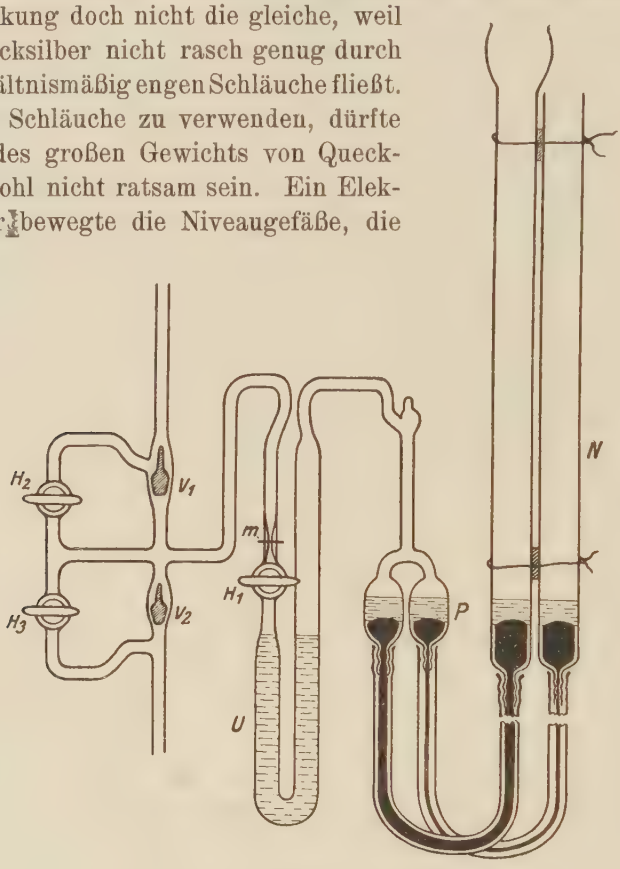


Fig. 19.
Pumpe und Ventile. Erklärung im Text.

mit einer Klammer an einer Exzenterstange befestigt waren. Durch eine Übersetzung aus verschiedenen Rädern wurde die hohe Tourenzahl des Motors bedeutend herabgesetzt. Die Niveaugefäße hoben sich in der Minute 26 mal bei einer Hubhöhe von 15 cm. In 3 Minuten wurden 500 ccm durch die Ventile gepreßt. Die Luft der Apparatur strich also in etwa 5 Minuten einmal durch die

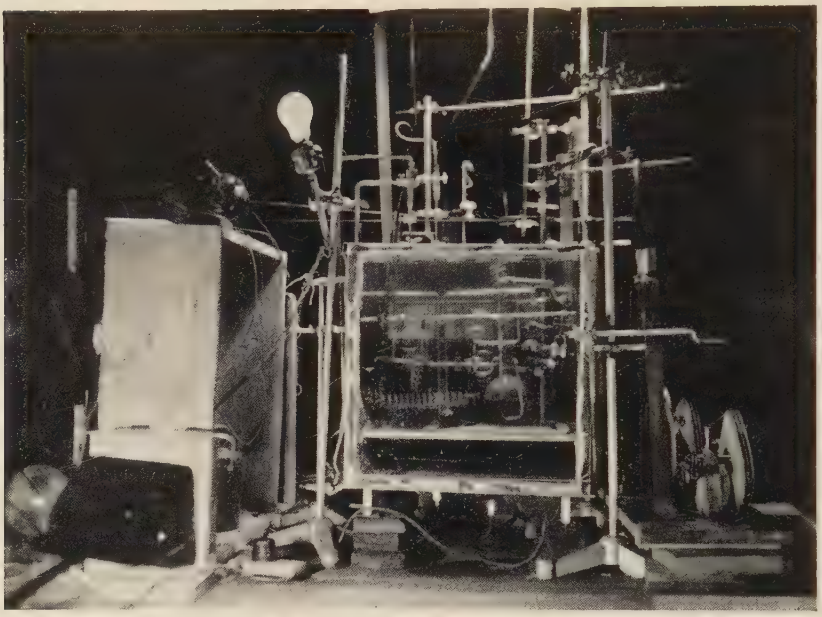
Absorptionsgefäße. Das Quecksilber der Pumpe war mit Wasser überschichtet. Aber trotzdem zeigte sich bei den ersten Versuchen eine Giftwirkung auf die Samen; diese keimten auch bei Lichtzutritt nicht mehr aus. Sie hatten ihre Keimfähigkeit jedoch nicht vollständig eingebüßt; nachdem man sie in die Vermehrung des Botanischen Gartens verbracht hatte, keimten sie normal aus und waren nach einigen Tagen ergrünt. Die Giftwirkung des Quecksilbers auf die Samen zeigt ein Versuch recht deutlich, der in der Vermehrung ausgeführt wurde: Eine kleine Petrischale mit Quecksilber kam in eine größere, in der die Samen auf feuchtem Filtrierpapier lagen. Nach 2 Tagen war wohl die Samenschale gesprengt, und das Würzelchen ausgetreten; es zeigte sich noch kein wesentlicher Unterschied gegenüber einer Kontrollschale ohne Quecksilber. Nach weiteren 3 Tagen waren jedoch die Keimlinge in der Kontrollschale ergrünt, während die in der Quecksilberschale noch auf demselben Stadium wie am zweiten Tage geblieben waren; ein weiteres Wachstum war durch die Quecksilberdämpfe verhindert worden. Der schädliche Einfluß des Quecksilbers konnte auf einfache Weise dadurch behoben werden, daß man zwischen die Ventile und die Quecksilberpumpe eine U-Röhre schaltete, die mit Wasser gefüllt war. Das Wasserniveau stieg und fiel entsprechend der Bewegung des Quecksilbers. Die Luft der Apparatur ist durch die Wassersäule vollständig vom Quecksilber der Pumpe abgeschlossen.

Die Apparatur mußte bei jeder Druckmessung genau dasselbe Volumen besitzen. Um dies zu erreichen, wurde die Wassersäule stets auf die Marke *m* eingestellt, die an einer sehr engen Stelle der U-Röhre angebracht war, und dann Hahn *1* geschlossen.

f) Die Manometer.

Das Manometer mußte äußerst empfindlich sein. Die Manometerröhre wurde darum wagerecht gelegt, und eine Kapillarröhre von 2 mm lichtem Durchmesser dazu verwendet. Die Kapillarröhre M_2 war in Millimeter eingeteilt und empirisch auf Kubikzentimeter geeicht. In dieser Röhre befand sich ein Petroleumtropfen *T* (vgl. Fig. 8). Verminderte sich nun der Druck in der Apparatur um ein weniges, so wanderte der Manometertropfen schon um ein beträchtliches Stück. Bei einer Gasabnahme von 0,0077 ccm bewegte sich der Tropfen um 1 mm. Diese Genauigkeit war selbst für die Messung der Differenz $CO_2 - O_2$ hinreichend.

Die Apparatur besaß ein Volumen von etwa 800 ccm. Auf eine Volumänderung von 0,0077 ccm reagierte das Manometer noch; es konnte also eine Änderung um 1 : 100000 des Gesamtvolumens noch einwandfrei festgestellt werden. Diesem feinen Manometer M_2 war ein gröberes M_1 parallel geschaltet. Wenn nämlich bei der Sauerstoffmessung sofort das feine Manometer durch Öffnen von Hahn *13* mit der Apparatur verbunden wird, bewirkt der starke Unterdruck unfehlbar ein zu rasches Wandern des Tropfens, so



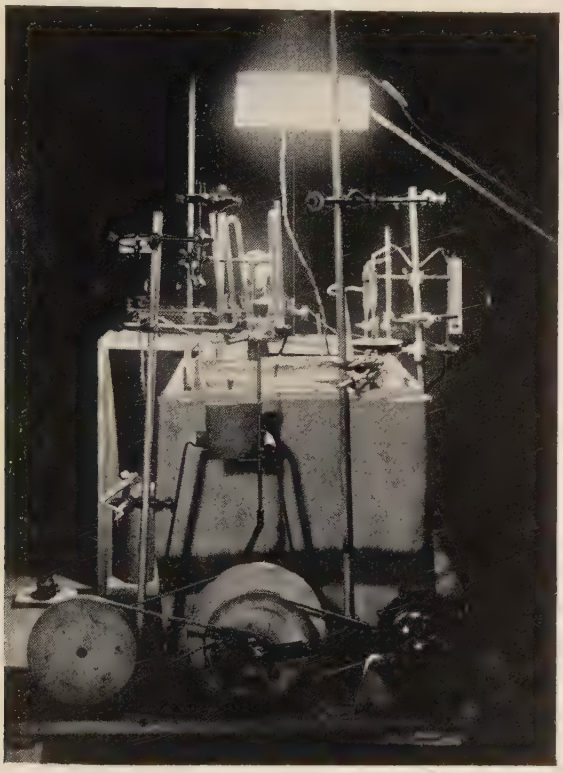
phot. Jacob

Fig. 20.

Ansicht der gesamten Apparatur von vorn.

daß dieser zerplatzt. Um dies zu verhindern, wird zunächst das Manometer M_1 eingeschaltet und eine bestimmte Menge Sauerstoff zugelassen, bis annähernd der ursprüngliche Druck in der Apparatur wiederhergestellt ist. Erst dann wird das feine Manometer M_2 mit einbezogen. Der Tropfen läuft dann — entsprechend dem geringen noch herrschenden Unterdruck — nur noch ein kleines Stück, ohne daß er zerreißt oder daß zu viel Flüssigkeit an den Wänden der Kapillarröhre haften bleibt. Durch langsames Zufließenlassen von Sauerstoff kann der Manometertropfen in seine

ursprüngliche Stellung zurückbewegt werden. Es wird sowohl der Sauerstoff als auch die Differenz $CO_2 — O_2$ mit Manometer M_2 gemessen. Das Manometer M_1 dient nur dazu, den stärksten Unterdruck zunächst ausgleichen zu können. Die Flüssigkeit in beiden Manometern war Petroleum, das mit Sudan III gefärbt worden war.



phot. Jacob

Fig. 21.

Ansicht der gesamten Apparatur von der Seite.

Beide Manometer waren mit dem einen Schenkel an das Atmungsgefäß, mit dem anderen an ein Kontrollgefäß K angeschlossen. Dieses Gefäß K besaß etwa das gleiche Volumen wie die ganze übrige Apparatur. Es war, wie bei Wetzel (1927) beschrieben, am freien Schenkel der Manometer angebracht, um die Apparatur unabhängig von Barometerschwankungen zu halten.

Während der Druckmessungen mußte selbstverständlich in der ganzen Apparatur einheitlicher Druck herrschen. Dies wurde dadurch erreicht, daß alle durch Flüssigkeitssäulen voneinander getrennten Teile der Apparatur durch Hähne miteinander verbunden waren. Bei entsprechender Hahnstellung herrschte dann im ganzen System einheitlicher Druck.

g) Besondere Bemerkungen zur Apparatur.

Die Apparatur war vollständig an ein Stativ montiert, so daß sie sich leicht in den Thermostaten bringen oder daraus herausheben ließ, wie es z. B. zum Einlegen der Samen nötig war. Beim Herausbringen kühlte sich die Apparatur von 30° auf Zimmertemperatur ab. Infolgedessen trat Kondensation von Wasser ein, das sich an der tiefsten Stelle der Apparatur ansammelte und zu unliebsamen Störungen des darauffolgenden Versuchs führte. Um dies zu beheben, wurde ein kleiner Wassersack (*W* in Fig. 15) an der Stelle der Apparatur angebracht, an der sich erfahrungsgemäß das Wasser ansammelte. Von Zeit zu Zeit mußte der Wassersack geleert werden.

Eine weitere Beobachtung dürfte der Erörterung wert sein. Wenn die Apparatur einmal längere Zeit (etwa einen Tag) außerhalb des Thermostaten gestanden hatte, mußte mit den Versuchen erst wieder einige Zeit gewartet werden, bis sie wieder ins Gleichgewicht gekommen war. Dies mag darauf zurückzuführen sein, daß Glas im Wasser quillt und dadurch das Volumen geändert wird. Diese Quellung hat nach einer bestimmten Zeit ihr Ende erreicht; dann funktioniert auch die Apparatur wieder. Aus diesem Grund befand sich die Apparatur nur zum Einlegen der Samen außerhalb des Thermostaten. Diese kurze Zeit (gewöhnlich etwa 20 Minuten) hatte, wie durch Versuche festgestellt war, keinen bemerkenswerten Einfluß auf das Ergebnis der Versuche.

Die Apparatur war zunächst aus gewöhnlichem Glas gefertigt worden. Es zeigte sich jedoch bald, daß dies bei ihrer Feinheit nicht angängig war. Stets traten Druckänderungen auf, die wohl auf Abgabe von Alkali und der hierdurch bedingten Kohlensäureabsorption zurückzuführen waren. Daß es sich tatsächlich um eine Einwirkung des Glases handelte, ging aus einem Versuch, der hier angeführt werden soll, klar hervor; die Apparatur wurde dabei allmählich mehr und mehr vereinfacht, bis sie schließlich nur noch aus dem Atmungsgefäß, dem Kontrollgefäß und dem Mano-

meter bestand (vgl. Fig. 22). Auch jetzt trat noch eine stete Wanderung des Manometertropfens nach einer Seite hin auf. An einen allmählichen Ausgleich war nicht zu denken, da der Tropfen auch nach Tagen noch nicht zur Ruhe kam, sondern stets demselben Gefäß zuwanderte. Also mußte irgend ein unbekannter Faktor mitspielen, der eine Druckdifferenz zwischen den beiden Gefäßen hervorrief. Da die ganze Apparatur aber nur aus Glas bestand, mußte dieser Faktor im Glas selbst liegen.

Es wurden nun zunächst das Atmungs- und das Kontrollgefäß aus Jenaer Glas hergestellt, 2 Tage in Chromschwefelsäure gelegt und danach noch 24 Stunden mit Wasser ausgedämpft. Nun trat keine Druckdifferenz mehr zwischen den beiden Gefäßen auf. In der Folge wurde daher die ganze Apparatur mit Ausnahme einiger weniger Teile, so z. B. der Verbindungsröhren und der Hähne, aus Jenaer Glas gefertigt. Nach einer Behandlung aller Einzelteile mit Chromschwefelsäure und nachfolgendem Ausdämpfen baute ich die Apparatur Schritt für Schritt auf und prüfte sie stets, wenn ein neuer Teil eingefügt worden war.

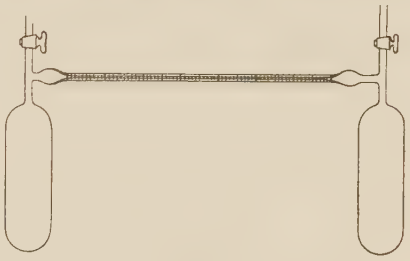


Fig. 22. „Vereinfachte" Apparatur für die Probeversuche.

Ebenso wie sich das gewöhnliche Glas als ungeeignet für die Ausführung der Versuche erwies, war es auch die Verwendung von Gummi. Nachdem durch geeignete Versuche der störende Einfluß des Gummis festgestellt worden war, wurde die Verwendung desselben möglichst vermieden. Gummistopfen wurden durch Glasschliffe, die zuerst benützten Gummiventile [wie sie Fernandes (1923) beschrieb] durch Glasventile ersetzt, und die Verbindungsröhren soweit wie möglich zusammengeschmolzen. Einige wenige Gummiverbindungen waren freilich unumgänglich. So mußte sich z. B. das Atmungsgefäß zum Einlegen der Samen leicht herausnehmen lassen; Schliffe an dieser Stelle hätten aber die Apparatur zu starr gemacht. An den Gummiverbindungen stieß Glas auf Glas; der verwendete Druckschlauch war mit Vaseline imprägniert worden.

Nur durch stetige Prüfung war es möglich, die Apparatur so aufzubauen, daß nach Einfügung aller notwendigen Teile keine

Druckdifferenz mehr auftrat. Wiederholte Leerversuche bewiesen ihre Brauchbarkeit.

h) Gang eines Versuchs.

Im folgenden soll der Gang eines Versuchs mit allen dabei nötigen Maßnahmen, vor allem auch die Stellung der einzelnen Hähne, kurz dargelegt werden.

1. Vorlauf. Die Apparatur wird von atmosphärischer Kohlensäure befreit. Der Vorlauf dauert in der Regel 2 Stunden. Die

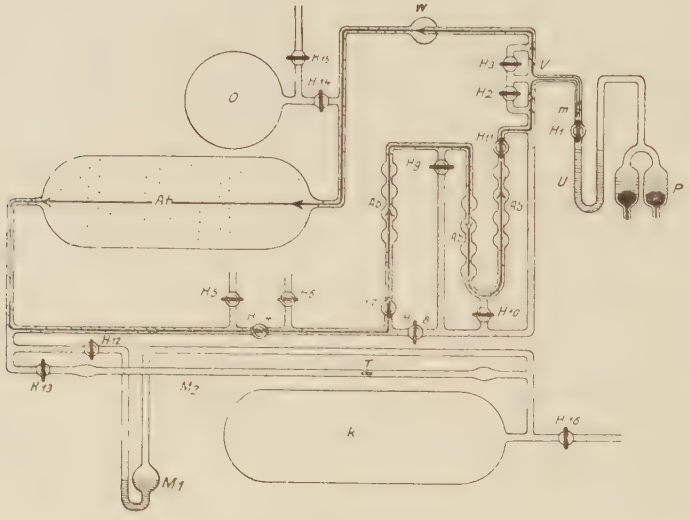


Fig. 23.

Schema der Apparatur. Hahnstellung während des Vorlaufs. Der Luftstrom zirkuliert in der eingetragenen Richtung. Die punktierten Teile stehen in offener Verbindung mit dem Atmungsgefäß.

Pumpe ist im Gang. Die Hahnstellung ist aus dem Schema Fig. 23 zu ersehen; der Luftstrom zirkuliert in der im Schema eingetragenen Richtung.

2. Einstellen der Apparatur. Durch Heben bezw. Senken der Niveaugefäße N (vgl. Fig. 19) wird der Wasserspiegel in U auf die Marke m eingestellt. Sodann wird in der ganzen Apparatur durch Öffnen sämtlicher Hähne Atmosphärendruck hergestellt.

3. Bestimmung der Differenz $CO_2 - O_2$ und des Sauerstoffs in der Zeiteinheit.

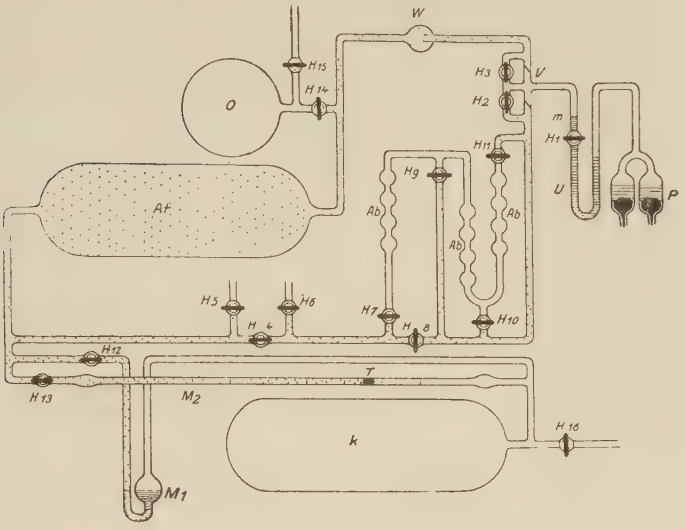


Fig. 24.

Schema der Apparatur. Hahnstellung während der Differenzbestimmung CO_2—O_2. Die punktierten Teile stehen in offener Verbindung mit dem Atmungsgefäß.

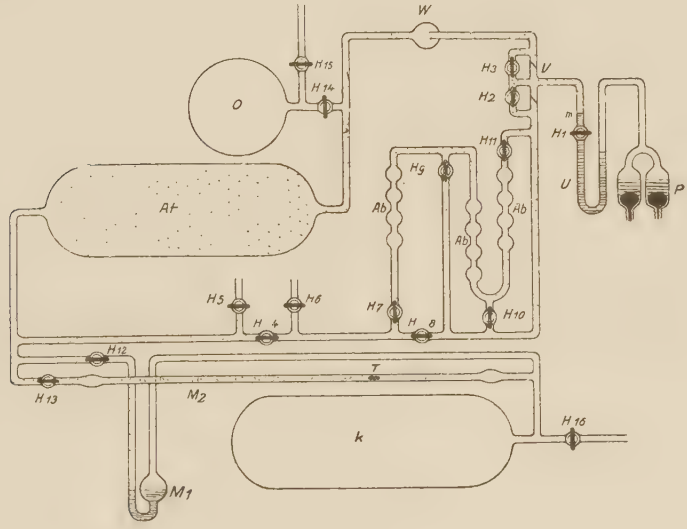


Fig. 25.

Schema der Apparatur. Hahnstellung bei der Ablesung der Differenz CO_2—O_2. Die punktierten Teile stehen in offener Verbindung mit dem Atmungsgefäß.

a) Differenzbestimmung. Die Pumpe ist in Ruhe. Während der Differenzbestimmung $CO_2 - O_2$ werden die Absorptionsgefäße abgeschlossen, um einer vorzeitigen Absorption der Kohlensäure vorzubeugen. Die Hahnstellung gibt Fig. 24 wieder. Während der Ablesung am Manometer müssen natürlich die Absorptionsgefäße wieder in offener Verbindung mit der Apparatur stehen, um Volumkonstanz zu gewährleisten. Dabei kommt eine Absorption in der kurzen Zeit der Ablesung nicht in Frage. Es resultiert die Hahnstellung Fig. 25.

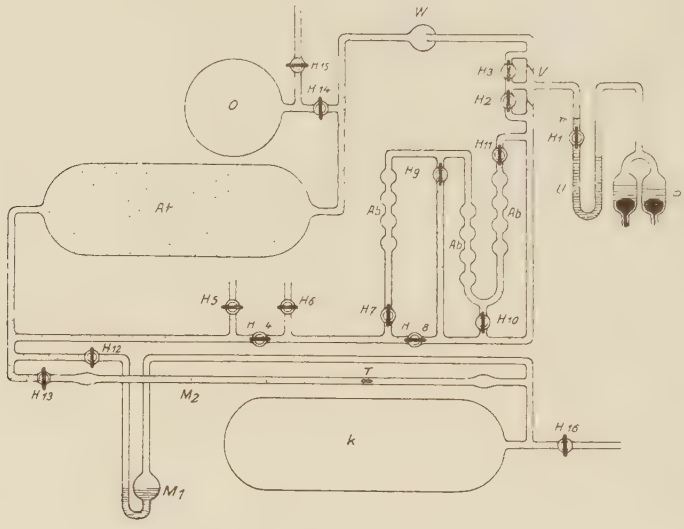


Fig. 26.

Schema der Apparatur. Hahnstellung während des Druckausgleichs bei der Sauerstoffbestimmung. Die punktierten Teile stehen in offener Verbindung mit dem Atmungsgefäß.

b) Sauerstoffbestimmung. Die Pumpe ist im Gang. Luftzirkulation und Hahnstellung wie beim Vorlauf Fig. 23. Um die Ablesung am Manometer vornehmen zu können, muß die Pumpe außer Betrieb gesetzt, das Wasserniveau in *U* auf die Marke *m* eingestellt und zwischen allen durch Flüssigkeiten voneinander getrennten Teilen Druckausgleich hergestellt werden. Hahnstellung wie in Fig. 26 veranschaulicht. Dann wird Hahn *1* geschlossen. Nun kann das Manometer eingeschaltet werden und zwar zunächst Manometer M_1 durch Öffnen von Hahn *12*. Man läßt bei geöffnetem Hahn *14* so viel Sauerstoff in die Apparatur einströmen, bis etwa

der ursprüngliche Druck wiederhergestellt ist. Sodann folgt die Feinablesung am Manometer M_2 bei geschlossenem Hahn *14* und geöffnetem Hahn *13*. Durch nochmaliges Zufließenlassen von Sauerstoff aus der Sauerstoffvorratsflasche wird auch der noch vorhandene geringe Unterdruck ausgeglichen. Nun folgen Differenz- und Sauerstoffbestimmung im Wechsel.

B. Ausführung der Hauptversuche.

Die Hauptversuche wurden mit den Tabaksamen Sorte e ausgeführt.

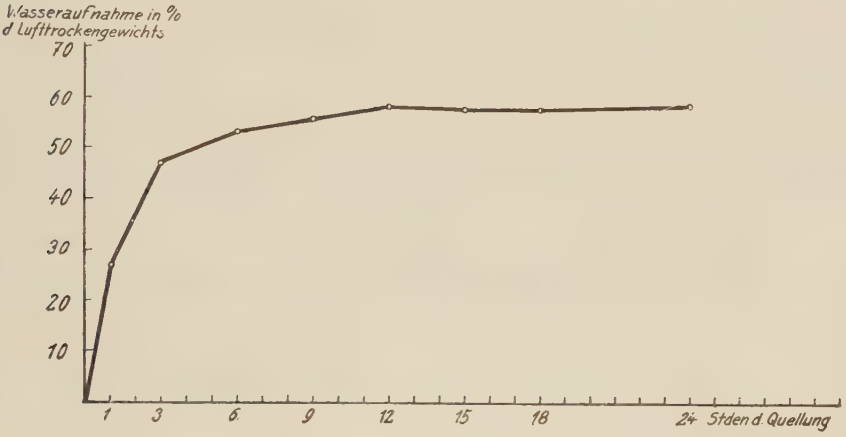


Fig. 27.

Versuch 12. Wasseraufnahme der Samensorte e nach verschieden langer Quellung.

1. Bestimmung der Wasseraufnahme.

Durch die Vorversuche war eine enge Beziehung zwischen der Atmung, der Dauer der Vorquellung und der Wasseraufnahme nahe gelegt worden. Es sollten darum auch die Hauptversuche in derselben Weise miteinander verglichen werden.

Die Wasseraufnahme wurde, wie auf S. 545 beschrieben, bestimmt. Zu einem Versuch kam stets 1 g Samen zur Verwendung. Der Durchschnitt aus je vier Wägungen (Versuch 12) ist in Kurve (Fig. 27) dargestellt. Die Wasseraufnahme steigt bis zu 3 Stunden rasch an, um dann mehr und mehr nachzulassen. Nach 12 Stunden ist die Quellung vollendet, es wird kein weiteres Wasser mehr von den Samen aufgenommen.

2. Bestimmung der Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme.

Die Atmung lufttrockner Samen ist äußerst gering. So erhielt Kolkwitz (1901) aus 1 kg Samen in 24 Stunden 0,75 bis 1,5 mg Kohlensäure. 1 g würden demnach in 1 Stunde etwa 0,00003 mg Kohlensäure abscheiden. Die Atmung in einer Stunde darf also gleich Null gesetzt werden. Ich zeichnete darum die Kurven für die Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme

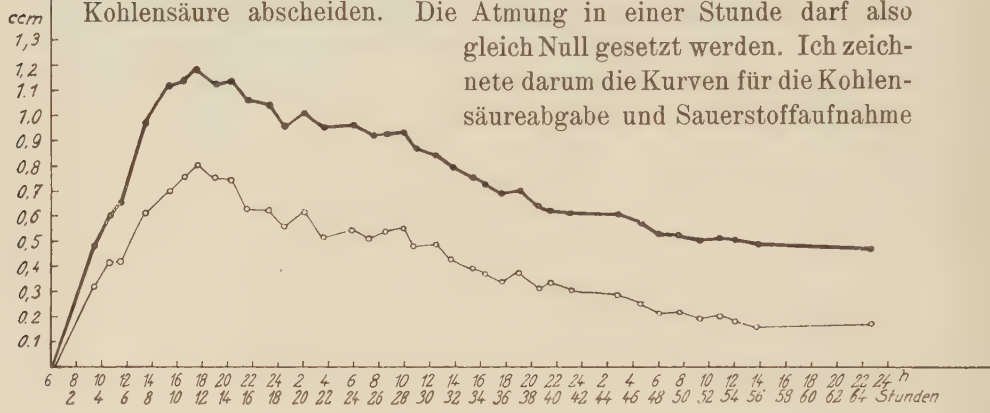


Fig. 28.

Dunkelversuch 13. Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme der Samensorte e bei 30°.
—— Kohlensäureabgabe. ▬▬ Sauerstoffaufnahme.

stets vom Nullpunkt aus. Zu einem Versuch wurden stets 1,5 g Samen verwendet.

a) Dunkelversuche.

Die ersten Versuche, die zur Ausführung gelangten, waren Dunkelversuche. Es zeigte sich mit zunehmender Wasseraufnahme bis zu 12 Stunden sowohl ein Ansteigen der Sauerstoffaufnahme

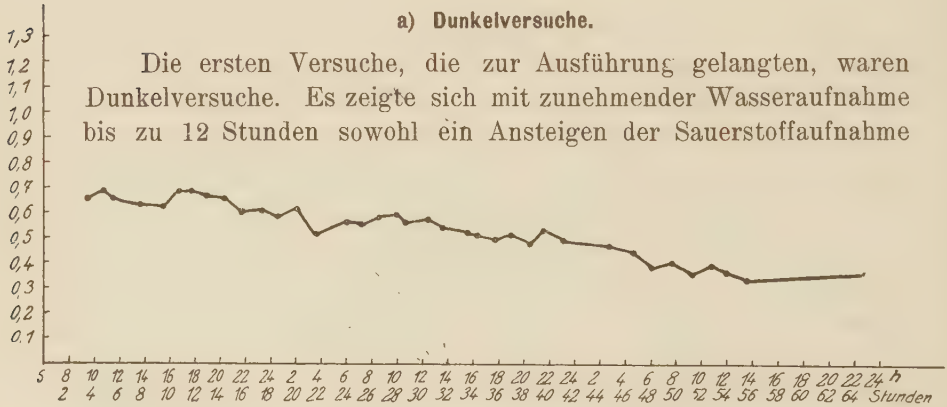


Fig. 29.

Dunkelversuch 13. Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$.

als der Kohlensäureabgabe. Nach der 12. Stunde tritt ein langsamer Abfall ein. Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$ ist von Anfang an klein, handelt es sich ja doch hier um fetthaltige Samen. Er bleibt während der ersten 12 Stunden, bis der Same vollständig gequollen ist, konstant, abgesehen von kleinsten Schwankungen. Erst nach vollendeter Quellung ist eine schwache Tendenz zum Fallen zu verzeichnen. In 60 Stunden sinkt er von 0,63 auf 0,38.

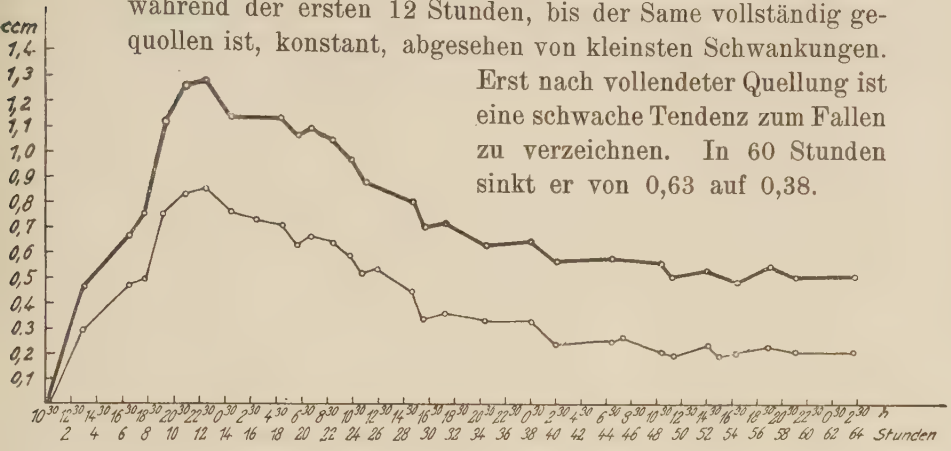


Fig. 30.

Dunkelversuch 14. Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme der Samensorte e bei 30°.
—— Kohlensäureabgabe. ▬▬ Sauerstoffaufnahme.

Von den verschiedenen Dunkelversuchen habe ich zwei vollständig wiedergegeben. Die Ergebnisse des ersten Versuchs 13 sind in Tabelle 9 und Fig. 28 und 29 zusammengestellt, die des zweiten Dunkelversuchs 14 in Tabelle 10 und Fig. 30 u. 31.

Die Versuche stimmen gut überein. Es genügte daher, um den Maximalpunkt scharf zu erfassen, das Mittel aus

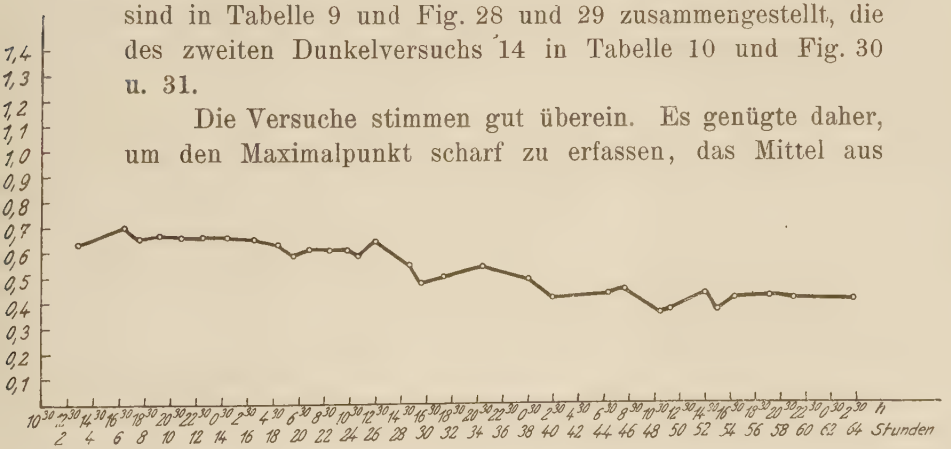


Fig. 31.

Dunkelversuch 14. Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$.

Tabelle 9.

Dunkelversuch 13.

Tag	Zeit	Stündliche Sauerstoffaufnahme in ccm	Stündliche Kohlensäureabgabe in ccm	$\frac{CO_2}{O_2}$	Bemerkungen
1.	6^{00}	—	—	—	Samen eingelegt
1.	6^{00}— 8^{00}	—	—	—	Vorlauf
1.	8^{00}— 9^{25}	0,49	0,32	0,65	
1.	9^{25}—10^{30}	0,60	0,41	0,68	
1.	10^{30}—11^{27}	0,65	0,42	0,65	
1.	11^{27}—13^{24}	0,97	0,61	0,63	
1.	13^{24}—15^{17}	1,12	0,70	0,62	
1.	15^{17}—16^{20}	1,13	0,75	0,68	
1.	16^{20}—17^{38}	1,18	0,80	0,68	
1.	17^{38}—18^{59}	1,13	0,75	0,66	
1.	18^{59}—20^{10}	1,14	0,74	0,65	
1.	20^{10}—21^{42}	1,06	0,63	0,60	
1.	21^{42}—23^{09}	1,04	0,65	0,61	
1.	23^{09}— 0^{30}	0,96	0,56	0,58	
1.	0^{30}— 2^{05}	1,01	0,61	0,60	
1.	2^{05}— 3^{48}	0,95	0,51	0,53	
1.	3^{48}— 5^{59}	0,96	0,54	0,56	
2.	5^{59}— 7^{15}	0,92	0,51	0,55	
2.	7^{15}— 8^{20}	0,93	0,54	0,58	
2.	8^{20}— 9^{52}	0,93	0,55	0,59	
2.	9^{52}—10^{57}	0,86	0,48	0,56	
2.	10^{57}—12^{33}	0,84	0,48	0,57	
2.	12^{33}—13^{48}	0,79	0,43	0,54	
2.	13^{48}—15^{12}	0,75	0,39	0,52	
2.	15^{12}—16^{19}	0,72	0,37	0,51	
2.	16^{19}—17^{52}	0,69	0,34	0,49	
2.	17^{52}—18^{59}	0,70	0,36	0,51	
2.	18^{59}—20^{22}	0,64	0,31	0,48	
2.	20^{22}—21^{35}	0,62	0,33	0,53	
2.	21^{35}—22^{56}	0,61	0,30	0,49	
2.	22^{56}— 2^{45}	0,60	0,28	0,47	
2.	2^{45}— 4^{43}	0,57	0,25	0,44	
2.	4^{43}— 6^{08}	0,53	0,21	0,39	
3.	6^{08}— 7^{37}	0,52	0,21	0,40	
3.	7^{37}— 9^{15}	0,50	0,19	0,36	
3.	9^{15}—10^{52}	0,51	0,20	0,39	
3.	10^{52}—12^{05}	0,50	0,18	0,36	
3.	12^{05}—13^{51}	0,48	0,16	0,33	
3.	13^{51}—18^{00}	—	—	—	
3.	18^{00}—22^{48}	0,47	0,17	0,36	

Tabelle 10.

Dunkelversuch 14.

Tag	Zeit	Stündliche Sauerstoffaufnahme in ccm	Stündliche Kohlensäureabgabe in ccm	$\frac{CO_2}{O_2}$	Bemerkungen
1.	10^{30}	—	—	—	Samen eingelegt
1.	10^{30}—12^{20}	—	—	—	Vorlauf
1.	12^{20}—13^{20}	0,46	0,29	0,63	
1.	13^{20}—16^{55}	0,66	0,47	0,70	
1.	16^{55}—17^{55}	0,75	0,49	0,65	
1.	17^{55}—19^{45}	1,12	0,75	0,67	
1.	19^{45}—21^{55}	1,26	0,83	0,66	
1.	21^{55}—23^{15}	1,28	0,85	0,66	
1.	23^{15}— 0^{55}	1,14	0,76	0,66	
1.	0^{55}— 2^{48}	1,13	0,73	0,65	
1.	2^{48}— 5^{00}	1,13	0,71	0,63	
1.	5^{00}— 6^{08}	1.07	0,63	0,59	
1.	6^{08}— 7^{08}	1,09	0,66	0,61	
1.	7^{08}— 8^{59}	1,05	0,64	0,61	
1.	8^{59}—10^{24}	0,97	0,59	0,61	
2.	10^{24}—11^{30}	0,88	0,52	0,59	
2.	11^{30}—12^{30}	0,86	0,53	0,62	
2.	12^{30}—15^{05}	0,80	0,44	0,55	
2.	15^{05}—16^{05}	0,70	0,34	0,48	
2.	16^{05}—17^{45}	0,72	0,36	0,50	
2.	17^{45}—20^{45}	0,63	0,33	0,52	
2.	20^{45} - 0^{30}	0,65	0,33	0,49	
2.	0^{30} — 5^{15}	0,57	0,24	0,42	
2.	5^{15} — 6^{40}	0,58	0,25	0,43	
2.	6^{40}— 8^{10}	0,58	0,26	0,45	
2.	8^{10}—10^{40}	0,56	0,20	0,36	
3.	10^{40}—11^{45}	0,51	0,19	0,37	
3.	11^{45}—14^{05}	0,53	0,23	0,43	
3.	14^{05}—15^{30}	0,51	0,19	0,37	
3.	15^{30}—16^{40}	0,49	0,20	0,41	
3.	16^{40}—19^{50}	0,55	0,23	0,42	
3.	19^{50}—21^{35}	0,51	0,21	0,41	
3.	21^{35}— 4^{00}	0,51	0,21	0,41	

zwei Kurven zu ziehen; Tabelle 11 und Fig. 32 u. 33 geben die Durchschnittswerte wieder. Die geringen Schwankungen der Einzelversuche sind in den Durchschnittskurven fast vollständig ausgeglichen.

Tabelle 11.

Durchschnittswerte aus zwei Dunkelversuchen.

Tag	Stunde	Stündliche Sauerstoff-aufnahme in ccm	Stündliche Kohlen-säure-abgabe in ccm	$\frac{CO_2}{O_2}$	Tag	Stunde	Stündliche Sauerstoff-aufnahme in ccm	Stündliche Kohlen-säure-abgabe in ccm	$\frac{CO_2}{O_2}$
1.	1.	—	—	—	2.	32.	0,74	0,38	0,51
1.	2.	0,30	0,19	0,63	2.	33.	0,72	0,37	0,51
1.	3.	0,42	0,29	0,63	2.	34.	0,70	0,36	0,51
1.	4.	0,53	0,36	0,65	2.	35.	0,67	0,34	0,50
1.	5.	0,60	0,40	0,66	2.	36.	0,66	0,33	0,55
1.	6.	0,69	0,45	0,66	2.	37.	0,67	0,34	0,55
1.	7.	0,80	0,52	0,65	2.	38.	0,65	0,33	0,54
1.	8.	0,93	0,60	0,65	2.	39.	0,67	0,31	0,52
1.	9.	1,06	0,68	0,65	2.	40.	0,65	0,29	0,52
1.	10.	1,14	0,75	0,67	2.	41.	0,64	0,27	0,50
1.	11.	1,12	0,80	0,67	2.	42.	0,64	0,27	0,49
1.	12.	1,22	0,81	0,66	2.	43.	0,64	0,27	0,48
1.	13.	1,19	0,79	0,66	2.	44.	0,64	0,26	0,48
1.	14.	1,13	0,75	0,66	2.	45.	0,63	0,26	0,48
1.	15.	1,11	0,72	0,64	2.	46.	0,62	0,25	0,47
1.	16.	1,09	0,70	0,62	2.	47.	0,61	0,23	0,46
1.	17.	1,08	0,68	0,63	2.	48.	0,59	0,21	0,41
1.	18.	1,06	0,65	0,61	3.	49.	0,56	0,20	0,38
1.	19.	1,03	0,62	0,59	3.	50.	0,56	0,20	0,38
1.	20.	1,04	0,62	0,59	3.	51.	0,55	0,20	0,38
1.	21.	1,02	0,58	0,56	3.	52.	0,56	0,20	0,39
1.	22.	1,00	0,57	0,57	3.	53.	0,56	0,19	0,38
1.	23.	0,98	0,57	0,57	3.	54.	0,54	0,19	0,37
1.	24.	0,96	0,56	0,58	3.	55.	0,55	0,19	0,37
2.	25.	0,90	0,51	0,57	3.	56.	0,58	0,19	0,37
2.	26.	0,89	0,54	0,59	3.	57.	0,56	0,19	0,37
2.	27.	0,87	0,50	0,57	3.	58.	0,55	0,18	0,37
2.	28.	0,84	0,48	0,55	3.	59.	0,54	0,18	0,37
2.	29.	0,79	0,42	0,53	3.	60.	0,54	0,18	0,37
2.	30.	0,77	0,41	0,53	3.	61.	0,54	0,18	0,37
2.	31.	0,76	0,40	0,52					

Die weiterhin noch ausgeführten Dunkelversuche ergaben stets dasselbe Bild.

b) Lichtversuche.

Um eine Richtungsänderung der Sauerstoff- und Kohlensäurekurve durch die Belichtung eindeutig feststellen zu können, wurde

erst dann belichtet, wenn die Werte für Sauerstoff und Kohlensäure im Sinken begriffen waren, und zwar mit einer Lichtintensität, die auch noch nach 15stündiger Vorquellung Maximalkeimung ergab. Die Dauer der Belichtung betrug 3 Stunden, die Intensität 450 MK.

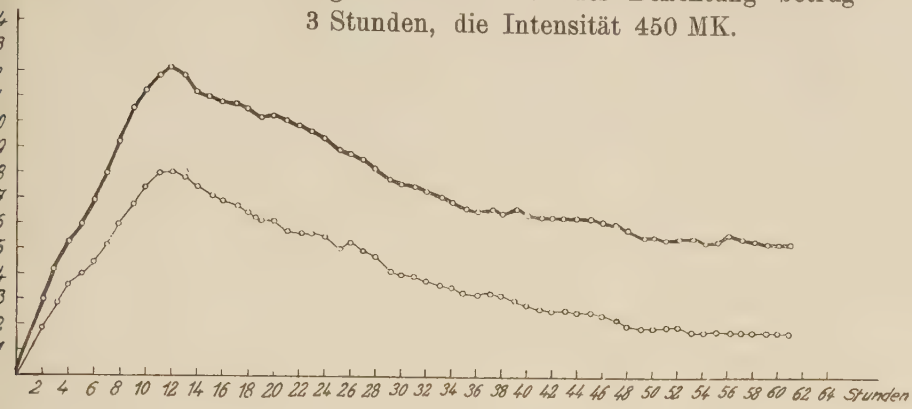


Fig. 32.

Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme der Samensorte e. Durchschnittswerte aus zwei Dunkelversuchen bei 30°.

—— Kohlensäureabgabe. ▬▬ Sauerstoffaufnahme.

Die Lichtversuche wurden nach der 48. Stunde stets abgebrochen, da es ja nicht der Zweck der vorliegenden Arbeit war, die Atmung während des intensiven Wachstums zu verfolgen. Tabelle 12 und Fig. 34 u. 35 geben die Resultate eines Lichtversuchs 15 wieder.

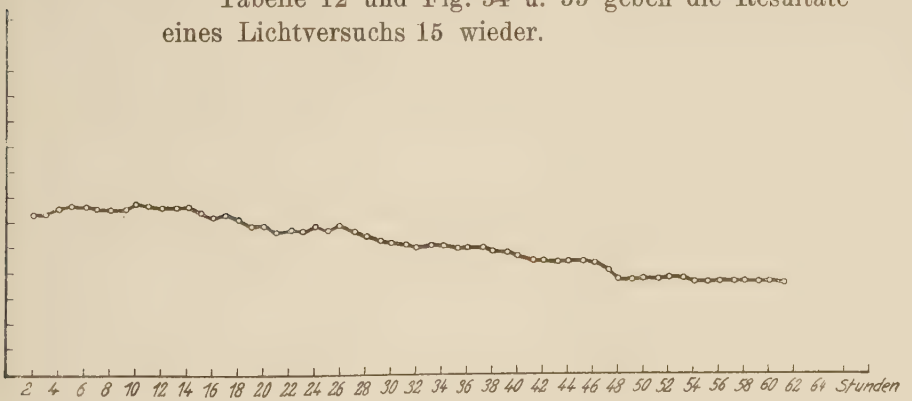


Fig. 33.

Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$. Durchschnittswerte aus zwei Dunkelversuchen.

Tabelle 12.

Lichtversuch 15.

Tag	Zeit	Stündliche Sauerstoffaufnahme in ccm	Stündliche Kohlensäureabgabe in ccm	$\frac{CO_2}{O_2}$	Bemerkungen
1.	18^{00}	—	—	—	Samen eingelegt
1.	18^{00}—19^{15}	—	—	—	Vorlauf
1.	19^{15}—21^{15}	0,42	0,26	0,62	
1.	21^{15}—22^{20}	0,50	0,33	0,66	
1.	22^{20}—24^{25}	0,72	0,49	0,68	
1.	24^{25}— 2^{30}	1,13	0,69	0,61	
1.	2^{30}— 5^{25}	1,25	0,75	0,60	
1.	5^{25}— 6^{25}	1,13	0,72	0,64	
1.	6^{25}— 7^{55}	0,98	0,62	0,63	
1.	7^{55}— 9^{15}	0,95	0,57	0,60	
1.	9^{15} - 10^{55}	1,04	0,69	0,66	} belichtet
1.	10^{55}—12^{05}	1,04	0,65	0,62	
1.	12^{05}—13^{50}	—	—	—	
1.	13^{50}—15^{10}	0,99	0,63	0,63	
1.	15^{10}—16^{20}	1,01	0,66	0,65	
1.	16^{20}—17^{25}	1,12	0,70	0,63	
2.	17^{25}—19^{50}	1,16	0,74	0,67	
2.	19^{50}—21^{00}	1,21	0,77	0,64	
2.	21^{00}—22^{25}	1,20	0,79	0,66	
2.	22^{25}—23^{50}	1,25	0,81	0,65	
2.	23^{50}— 3^{40}	1,24	0,77	0,62	
2.	3^{40}— 4^{35}	—	—	—	
2.	4^{35}— 5^{55}	1,22	0,73	0,60	
2.	5^{55}— 7^{38}	1,41	0,88	0,62	
2.	7^{38}— 8^{47}	1,35	0,80	0,59	
2.	8^{47}—10^{25}	1,49	0,87	0,58	
2.	10^{25}—12^{16}	1,86	1,02	0,55	
2.	12^{16}—13^{24}	2,11	1,11	0,52	
2.	13^{24}—15^{50}	2,49	1,21	0,49	
2.	15^{50}—17^{05}	2,88	1,36	0,47	
2.	17^{05}—18^{12}	3,29	1,62	0,49	

Die Durchschnittswerte aus vier Versuchen bis zur Belichtung, dann die Durchschnittswerte aus nur noch zwei Versuchen sind in Tabelle 13 und Fig. 36 und 37 zusammengestellt. Auch hier stimmen die Einzelversuche gut überein.

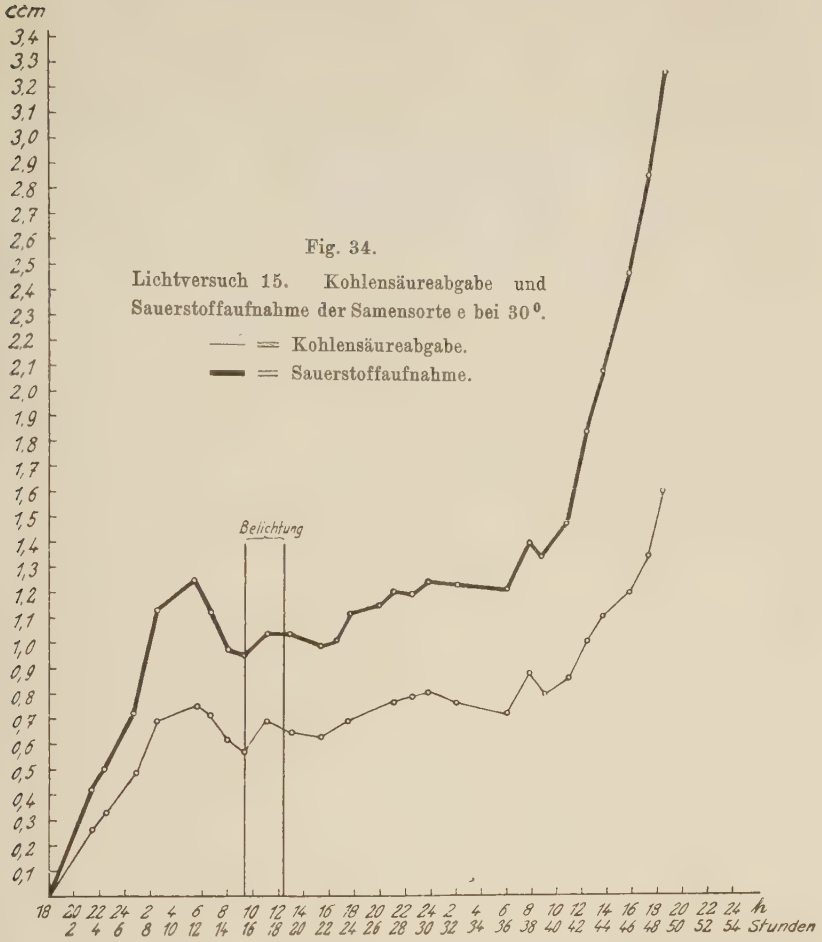


Fig. 34.

Lichtversuch 15. Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme der Samensorte e bei 30°.

—— = Kohlensäureabgabe.

▬▬ = Sauerstoffaufnahme.

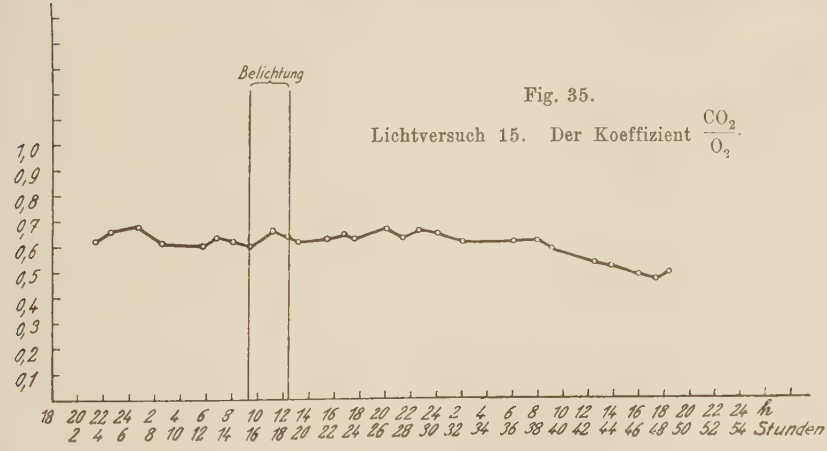


Fig. 35.

Lichtversuch 15. Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$.

Tabelle 13.

Durchschnittswerte aus vier bezw. zwei Lichtversuchen.

Tag	Stunde	Stündliche Sauerstoffaufnahme in ccm	Stündliche Kohlensäureabgabe in ccm	$\frac{CO_2}{O_2}$	Bemerkungen
1.	1.	—	—	—	
1.	2.	0,29	0,18	0,62	
1.	3.	0,41	0,28	0,64	
1.	4.	0,51	0,34	0,64	
1.	5.	0,59	0,39	0,66	
1.	6.	0,69	0,45	0,66	
1.	7.	0,81	0,53	0,65	
1.	8.	1,02	0,64	0,64	
1.	9.	1,11	0,71	0,63	
1.	10.	1,20	0,76	0,64	
1.	11.	1,25	0,82	0,65	
1.	12.	1,26	0,83	0,65	
1.	13.	1,16	0,76	0,65	
1.	14.	1,06	0,69	0,64	
1.	15.	1,00	0,63	0,62	
1.	16.	1,00	0,65	0,62	
1.	17.	1,01	0,65	0,63	belichtet
1.	18.	1,02	0,64	0,62	
1.	19.	1,05	0,66	0,62	
1.	20.	1,07	0,69	0,63	
1.	21.	1,06	0,66	0,61	
1.	22.	1,06	0,65	0,61	
1.	23.	1,09	0,67	0,61	
1.	24.	1,15	0,71	0,62	
2.	25.	1,19	0,72	0,62	
2.	26.	1,20	0,75	0,62	
2.	27.	1,20	0,76	0,63	
2.	28.	1,19	0,76	0,63	
2.	29.	1,21	0,76	0,62	
2.	30.	1,23	0,77	0,62	
2.	31.	1,24	0,76	0,60	
2.	32.	1,24	0,76	0,60	
2.	33.	1,24	0,75	0,60	
2.	34.	1,23	0,75	0,60	
2.	35.	1,24	0,76	0,60	
2.	36.	1,26	0,76	0,60	
2.	37.	1,33	0,81	0,60	
2.	38.	1,34	0,80	0,59	
2.	39.	1,32	0,76	0,57	
2.	40.	1,40	0,79	0,56	
2.	41.	1,53	0,86	0,55	
2.	42.	1,61	0,96	0,53	
2.	43.	1,85	0,97	0,52	
2.	44.	2,11	1,08	0,51	
2.	45.	2,40	1,20	0,50	
2.	46.	2,62	1,33	0,50	
2.	47.	2,84	1,47	0,51	

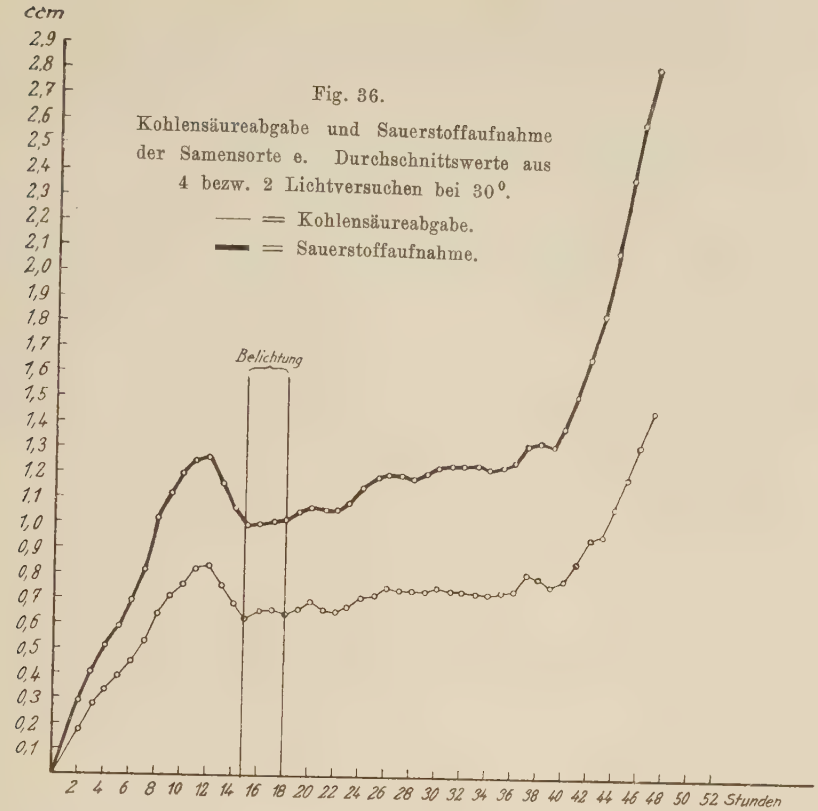


Fig. 36.

Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme der Samensorte e. Durchschnittswerte aus 4 bezw. 2 Lichtversuchen bei 30°.

—— = Kohlensäureabgabe.

▬ = Sauerstoffaufnahme.

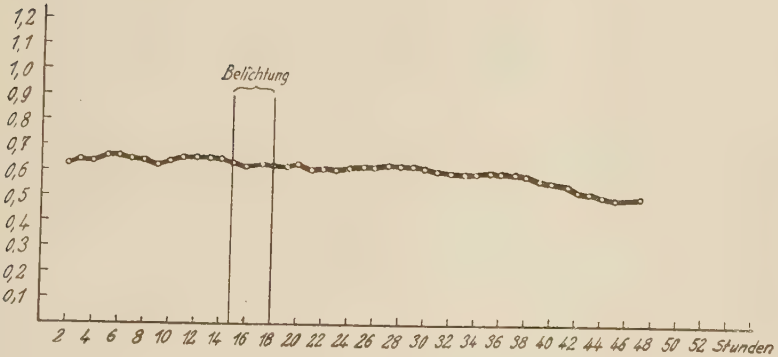


Fig. 37.

Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$. Durchschnittswerte aus 4 bezw. 2 Lichtversuchen.

Die Belichtung ruft somit sofort eine Richtungsänderung der Kurven hervor. Es findet kein weiteres Fallen mehr statt. Dies zeigt sich sowohl bei dem Sauerstoffverbrauch als auch bei der Kohlensäureabgabe. Beide Kurven steigen bis zur 39. Stunde verhältnismäßig langsam, dann aber sehr rasch an. Erst nach 36 Stunden ist die Sauerstoffaufnahme wieder ebenso groß wie nach der 12. Stunde, dem Maximalwert. Für die Kohlensäureabgabe liegen die Verhältnisse ähnlich. Der Maximalwert wird erst nach etwa 40 Stunden wieder erreicht. Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$ ist beim Lichtversuch von der Belichtung an etwas höher als zur entsprechenden Zeit im Dunkelversuch. Ein schwaches

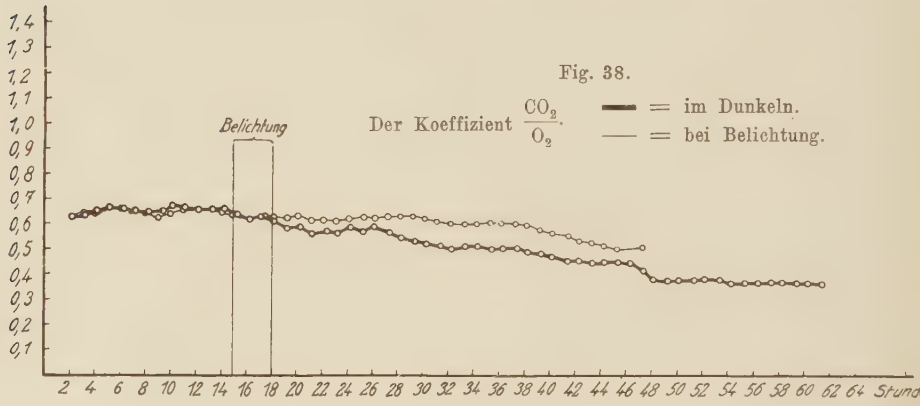


Fig. 38.

Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$. ▬ = im Dunkeln. — = bei Belichtung.

Absinken, wie während der Atmung im Dunkeln, ist im Licht zunächst nicht zu beobachten. Von der 15. bis zur 38. Stunde ist im Licht nur ein Abfall von 0,62 auf 0,60 zu verzeichnen, im Dunkeln dagegen von 0,63 auf 0,50. Von der 38. Stunde an beginnt der Koeffizient auch im Licht etwas mehr abzusinken, und zwar innerhalb 8 Stunden von 0,60 auf 0,50. Er ist aber immer noch etwas höher als im Dunkelversuch, dort beträgt er nach der 46. Stunde 0,47. Gleichzeitig mit dem Sinken des Koeffizienten von der 38. Stunde an geht ein rascher Anstieg der Atmung.

In Fig. 38 sind die Kurven des Koeffizienten im Dunkeln und im Licht nebeneinander nochmals zur Darstellung gebracht worden. Der Unterschied der Kurven von der Belichtung an tritt deutlich hervor.

Aus dem Koeffizienten im Lichtversuch geht ferner hervor, daß gleichzeitig mit dem starken Anstieg der Atmung von der 39. Stunde an immer mehr Sauerstoff aufgenommen wird, als der Kohlensäureabgabe eigentlich entspräche. Ob das auf eine Sauerstoffaufnahme zu anderen Zwecken als der Atmung zurückzuführen ist oder aber auf eine Veratmung anderer Reservestoffe als zu Beginn der Keimung, kann nicht ohne weiteres entschieden werden. Möglich wäre auch ein Zusammenwirken von normaler und intramolekularer Atmung, welch letztere allmählich ganz in die normale übergeht.

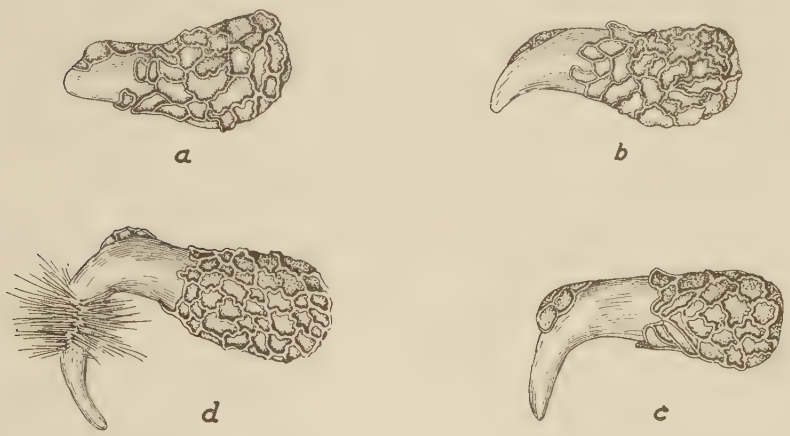


Fig. 39.
Verschiedene Keimungsstadien der Samensorte e.

Interessant wäre es, die Lichtversuche zu einer weiteren Beobachtung des Koeffizienten $\frac{CO_2}{O_2}$ noch länger auszudehnen, um auch darüber Aufschluß zu erhalten, wie lange der Koeffizient noch weiter absinkt, ehe normale Atmung einsetzt.

Beim Vergleich der Durchschnittskurven im Licht und im Dunkeln fällt der stärkere Abfall von der 12. bis 15. Stunde bei der Lichtkurve auf. Diese Verschiedenheit rührt davon her, daß bei einem Lichtversuch die Werte stark abfielen, dieser Versuch aber dennoch mitberücksichtigt werden sollte. Der Unterschied ist ja auch nur quantitativ, prinzipiell ergeben beide Durchschnittskurven (für Licht und Dunkelheit) bis zur Belichtung dasselbe.

Es wäre nun weiterhin erwünscht, sich ein Bild darüber zu machen, in welchem Stadium sich die keimenden Tabaksamen, vor allem zur Zeit des raschen Anstiegs der Atmungskurve, befanden. Die Keimlinge sind natürlich nie alle gleichgroß. Es wurden darum ein Maximum, ein Minimum und zwei Mittelwerte, also vier verschiedene Größen, herausgegriffen, auf die sich die Keimlinge verteilten (vgl. Fig. 39).

In Tabelle 14 ist die Verteilung der Keimlinge nach verschieden langer Zeit zur Darstellung gebracht.

Tabelle 14.

Verteilung der Keimlinge auf die vier Stadien a, b, c und d der Fig. 39 in Prozent nach verschieden weit fortgeschrittener Keimung.

nach Stunden	Stadium			
	a	b	c	d
39	40,7 %	28,7 %	28,6 %	0 %
48	2,5 %	6,9 %	20,7 %	68,9 %

Nach 39 Stunden befanden sich 40,7 % der Keimlinge auf Stadium a, 28,7 % auf Stadium b und 28,6 % auf Stadium c; Stadium d war noch gar nicht vertreten. In der Zeit von der Belichtung bis zur 39. Stunde war bei allen Keimlingen die Samenschale gesprengt worden, das Würzelchen war durchgetreten. Nach 48 Stunden war die Verteilung der Keimlinge auf die einzelnen Stadien sehr verändert. Die Hauptmasse mit 68,9 % befand sich auf Stadium d, wo schon Wurzelhaare ausgebildet sind, in Stadium c waren es 20,7 %, in b 6,9 %, in a nur noch 2,5 %. Man sieht deutlich ein rasches Wachstum von der 39. bis zur 48. Stunde. Dadurch ist auch der plötzliche rasche Anstieg der Atmung bedingt.

Ehe ich zu einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Kurven übergehe, soll beiläufig noch ein Versuch erörtert werden, der die Giftwirkung des Quecksilbers auf die Atmung zeigt. Während des Versuches war die U-Röhre (vgl. Schema Fig. 8 und Fig. 19) noch nicht zwischen Quecksilberpumpe und Ventile geschaltet.

Nach 14 Stunden Vorquellung wurden die Samen 1 Stunde lang belichtet. In Fig. 40 und 41 sind die erhaltenen Werte

wiedergegeben. Die Werte stellen bis zur 44. Stunde Durchschnittszahlen aus zwei Versuchen dar, von hier an nur noch die Werte eines Einzelversuches. Die Samen waren nach 66 Stunden noch nicht gekeimt. Wurden die Samen jedoch nachher in die Vermehrung des Botanischen Gartens gebracht, so keimten sie maximal aus; die Keimfähigkeit war also nicht verloren gegangen.

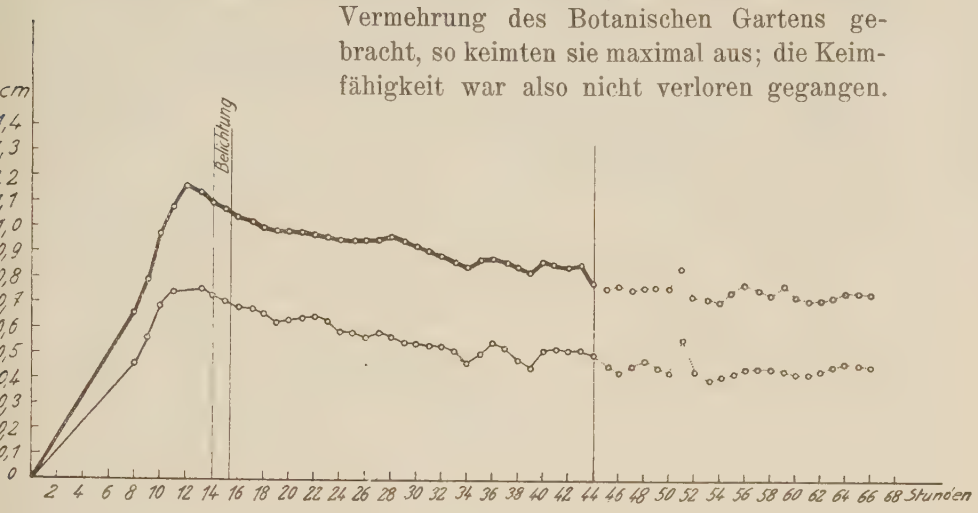


Fig. 40.

Versuch 16. Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme der Samensorte e bei Belichtung unter Einwirkung von Quecksilber. Temp. 30°.
—— Kohlensäureabgabe. ▬▬ Sauerstoffaufnahme.

Durch die Belichtung konnte aber der Abfall der Sauerstoff- und der Kohlensäurekurve nicht aufgehalten werden. Beide Kurven fallen langsam ab, allerdings nicht so stark wie im Dunkelversuch.

Interessant ist der hohe Wert von $\frac{CO_2}{O_2}$ (0,60) noch nach 66 Stunden.

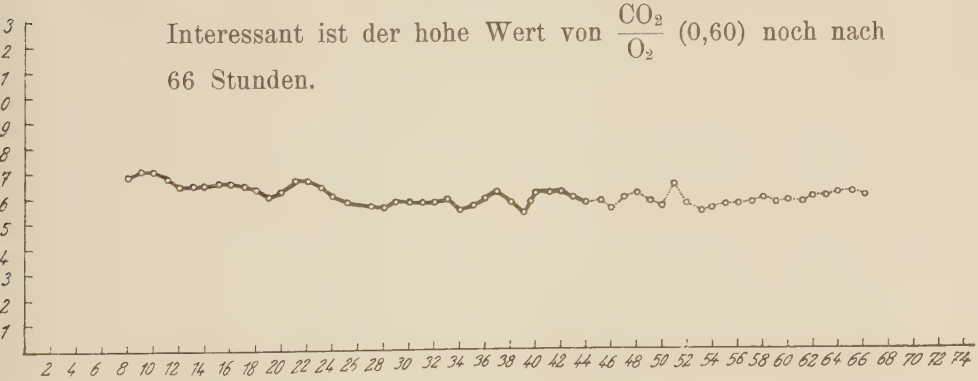


Fig. 41.

Versuch 16. Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$.

Abschnitt IV.

Folgerungen aus den Ergebnissen und deren Vergleichung mit denen anderer Autoren.

Wir wollen nun versuchen, mit Hilfe der neu gewonnenen Ergebnisse und an Hand früherer Untersuchungen uns eine Vorstellung von den Lichtkeimungsvorgängen zu machen. Solche sind in letzter Zeit auf verschiedene Weise durchgeführt worden, um dem Problem näher zu kommen. Nach den Untersuchungen von Rao (1925) und Kommerell (1927) scheint es nicht mehr zweifelhaft, daß die Wirkung des Lichtes auf die Keimung der Samen photochemisch ist. Aus den Versuchen von Wieser (1927) und Böhmer (1928) geht ferner die Beteiligung des Sauerstoffes an den zur Lichtkeimung in Beziehung stehenden Vorgängen deutlich hervor. Bihlmeier (1927) konnte auch zeigen, daß die Dauer der Vorquellung die Höhe der Keimprozente mitbestimmt.

Im einzelnen haben sich diese Autoren auf Grund des jeweils vorliegenden experimentellen Materials bestimmte Vorstellungen gemacht, die wir nun in Beziehung zu unseren Versuchsergebnissen zu bringen haben.

Zu diesem Zweck wollen wir zunächst dazu übergehen, die Kurve der Wasseraufnahme (Fig. 27) und die Kurve der Keimprozente nach verschieden langer Vorquellung (Fig. 2) etwas näher zu analysieren. Daß die beiden Kurven in irgend welcher Beziehung zueinander stehen würden, war vorauszusehen. Nicht ohne weiteres erwarten ließ sich jedoch das zeitliche Zusammenfallen des Höchstkeimprozents mit vollendeter Wasseraufnahme. Es zeigte sich, daß die Wasseraufnahme bei der Quellung zunächst rasch ansteigt (bis zur 3. Stunde), um dann langsam den Höhepunkt zu erreichen. Dagegen steigen die Keimprozente nach verschieden langer Vorquellung viel gleichmäßiger an. Die Keimung ist also nicht direkt von der Wasseraufnahme abhängig. Dies zeigt auch der Abfall der Keimprozente nach längerer als optimaler Vorquellung. Sonst wäre nicht zu verstehen, warum die Samen beispielsweise nach 24 Stunden, wo die Wasseraufnahme gleich stark ist wie nach der 12. Stunde, doch nicht zum gleichen Prozentsatz auskeimen. Wasseraufnahme und Höhe des Keimprozents sind also bis zum Maximum, das im vorliegenden Fall bei 12 Stunden liegt, gleichgerichtet, dann divergieren sie.

Ähnliche Verhältnisse ergeben sich bei einer Vergleichung der Wasseraufnahme und der Kohlensäureabgabe (bezw. Atmung) im Dunkeln (vgl. Fig. 2 und Fig. 32). Der Anstieg von Wasseraufnahme und Kohlensäureabgabe ist zunächst gleichgerichtet und zwar so lange, als vom Samen Wasser aufgenommen wird. Bei gleichbleibender Quellungsgröße sinkt aber von da ab die Atmung, so daß sich ein verschiedener Kurvenverlauf ergibt. Auf die theoretische Auswertung dieser Tatsache soll weiter unten noch eingegangen werden.

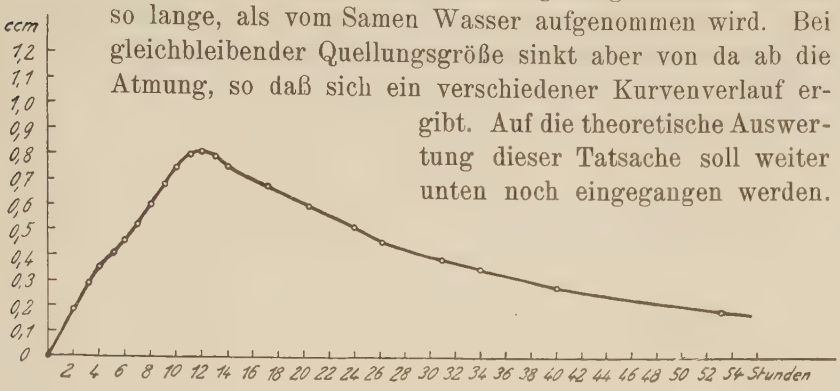


Fig. 42.

Idealisierte Kurven der Kohlensäureabgabe der Samensorte e im Dunkeln.

Haben wir festgestellt, daß auf verschiedenen Stadien der Samenquellung im Dunkeln die Kohlensäureabgabe zunächst steigt und dann nach Erreichung eines Maximums wieder fällt, und konnte durch Bihlmeier gezeigt werden, daß einerseits auf verschiedenen Stadien der Vorquellung eine bestimmte Lichtmenge verschieden hohes Keimprozent hervorruft, andererseits aber eine nicht optimale Quellungszeit durch erhöhte Lichtintensität wieder ausgeglichen werden kann, so war nun die Frage aufzuwerfen, in welchem Zusammenhang die Atmungs-

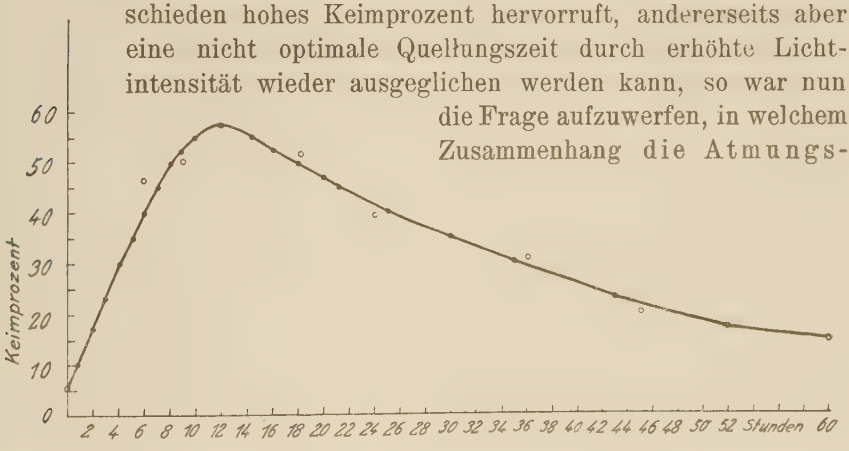


Fig. 43.

Idealisierte Kurve der Keimprozente der Samensorte e nach verschieden langer Vorquellung.

größe im Dunkeln mit der Höhe der Keimprozente bei fortschreitender Quellung steht. In dieser Hinsicht zeigte sich, daß sowohl der Anstieg als der Abfall der Kohlensäureabgabe dem Steigen und Fallen der Keimprozente nach verschieden langer Dauer der Vorquellung parallel geht. Bei gleich starker Kohlensäureabgabe vor und nach dem Maximum erhalten wir auch die gleichen Keimprozente. Tabelle 15 und Fig. 42 und 43 sollen dies noch näher erläutern.

Tabelle 15.

Vergleich der Kohlensäureabgabe im Dunkeln und der Keimprozente nach verschieden langer Vorquellung.

Stündliche Kohlensäureabgabe in ccm	Nach Stunden	Nach Stunden der Vorquellung	Keimprozente
0,19	2 und 53	2 und 52	17
0,29	3 „ 40	3 „ 43	23
0,36	4 „ 34	4 „ 35	30
0,40	5 „ 31	5 „ 30	35
0,45	6 „ 26	6 „ 25	40
0,52	7 „ 24	7 „ 21	45
0,60	8 „ 20,5	8 „ 18	50
0,68	9 „ 17	9 „ 16	52
0,75	10 „ 14	10 „ 14,5	55

Die Kurve der Kohlensäureabgabe und die Kurve der Keimprozente nach verschieden langer Vorquellung sind hier nach Fig. 32 bezw. 2 etwas idealisiert, um die Versuchsschwankungen auszuschalten. Die geringen Unterschiede, die trotzdem noch auftreten, sind wohl auf die geringe Zahl der Versuche zurückzuführen. Zur endgültigen Festlegung des erörterten Ergebnisses und um etwaige Zufälle auszuschalten, wäre es erwünscht, noch eine größere Anzahl von Versuchen, auch mit anderen Samen, durchzuführen.

Immerhin deuten die Versuche bis jetzt darauf hin, daß eine wechselseitige, enge Beziehung zwischen Atmungsintensität im Dunkeln und der Höhe der Keimprozente nach verschieden langer Vorquellung besteht. Die Kurve der Keimprozente nach verschieden langer Vorquellung ist also ebenso wie die Kurve der Kohlensäureabgabe im Dunkeln der Ausdruck für die Reaktionen im Samen.

Je stärker die Umsetzungen im Samen sind, eine desto geringere Lichtmenge ist nötig, um die Keimung auszulösen. Wenn die Umsetzungen im Samen gleich stark sind, der Same sich also im gleichen Stadium der Reaktionsfähigkeit befindet, bewirkt die gleiche Menge Licht das gleiche Keimprozent.

Schon Wieser (1927) hat sich theoretische Vorstellungen über den Ablauf der Vorgänge bei der Lichtkeimung gebildet. Er hatte sich aber noch nicht auf exakte Atmungsuntersuchungen stützen können und kannte die Untersuchungen Bihlmeiers (1927) über den Einfluß langer Dunkelvorquellung auf die Keimung noch nicht. Auf Grund seiner Versuche, die zeigen, daß einerseits mit steigender Vorquellung, andererseits mit steigendem Sauerstoffgehalt die Keimprozente zunehmen, kommt er zu folgendem Schluß. Er nimmt zunächst an, daß mit steigendem Sauerstoffgehalt und mit fortschreitender Quellung die Atmung sich steigert. Nach seiner Ansicht soll nun das Licht auf ein bestimmtes Produkt der Atmung einwirken, das dadurch derart umgewandelt wird, daß es die Keimung auslöst. Je mehr Atmungsprodukte vorhanden sind — wie dies bei fortschreitender Quellung und steigendem Sauerstoffgehalt der Fall ist —, desto wirksamer ist das Licht. Diese Vorstellungen waren durchaus verständlich, solange die Ergebnisse Bihlmeiers noch nicht bekannt waren. Nachdem aber nun Bihlmeier bewiesen hat, daß das Ansteigen der Keimprozente bei der Quellung nur bis zu einem Maximum geht und daß dann ein Abfall der Keimprozente auftritt, läßt sich nicht leicht mehr vorstellen, daß trotz der Atmungsprodukte, die sich doch mehr und mehr anreichern, die Keimprozente in der geschilderten Weise abfallen. Die Atmungsprodukte müßten ja sonst plötzlich von einem fördernden in einen hemmenden Zustand übergehen. Auch die Tatsache, daß bei sehr kurzer Vorquellung und demnach bei einer sehr geringen Menge von Atmungsprodukten trotzdem durch geeignete Maßnahmen, wie Erhöhung der Lichtintensität, maximales Keimprozent erzielt werden kann, spricht gegen die Annahme Wiesers, das Licht wirke auf ein Atmungsprodukt ein.

Meine Atmungsuntersuchungen stehen mit den Bihlmeierschen Ergebnissen sehr wohl im Einklang. Wir haben oben gesehen, daß die Höhe der Keimprozente nach verschieden langer Vorquellung von der jeweiligen Größe der Umsetzungen im Samen abhängig ist. Diese aber wiederum stehen in einer gewissen Beziehung zur Wasseraufnahme. Der Anstieg der Atmung mit fort-

schreitender Wasseraufnahme darf wohl folgendermaßen verstanden werden. Durch die Wasseraufnahme geht der Same vom stabilen in den labilen Zustand über. Dadurch werden die Stoffe, die im Samen enthalten sind, reaktionsfähiger. So wäre es erklärlich, daß mit steigender Wasseraufnahme eine fortgesetzte Steigerung des Abbaus, d. h. also der Atmung, stattfindet. Mit vollendeter Quellung ist der Stoffabbau am stärksten. Es wäre nun zu erwarten, daß der Abbau gleich bleibt und die Atmungskurven parallel zur Abszisse verlaufen, bis entweder der Same abstirbt oder aber durch irgendwelche anderen Faktoren eine weitere Veränderung im Stoffwechsel der Samen hervorgerufen wird. Daß lichtempfindliche Samen selbst bei sehr langer Dunkelvorquellung nicht absterben, ist von verschiedenen Forschern (vgl. Gassner, Wieser, Bihlmeier) hinlänglich bewiesen worden. Trotzdem fällt nach vollendeter Quellung die Atmungskurve ab. Die Beantwortung und Erklärung dieser Frage muß zunächst noch offen gelassen werden.

In der gleichen Weise möchte ich die Versuche Wiesers mit vermindertem Sauerstoffgehalt verstehen. Man darf wohl annehmen, daß bei einem Druck von 150 mm und weniger die Atmungstätigkeit der Samen sehr gering ist, da ihnen wenig Sauerstoff zur Verfügung steht. Diese Annahme müßte allerdings noch durch die entsprechenden Atmungsuntersuchungen bei vermindertem Sauerstoffgehalt bewiesen werden. Interessant wäre hier auch die Feststellung, inwieweit etwa intramolekulare Atmung die normale ersetzt. Erweist sich diese Annahme als richtig, so ist die Steigerung der Keimprozente mit steigendem Sauerstoffgehalt ebenfalls durch die Zunahme der Atmung bedingt, die durch den höheren Sauerstoffgehalt hervorgerufen wird. Die Kurve der Keimprozente mit steigendem Sauerstoffgehalt darf demnach ebenso wie die Bihlmeiersche Kurve bei verschieden langer Vorquellung als Ausdruck für die Stärke des Abbaus und hiermit allgemein als Ausdruck für die Stärke der Umsetzungen im Samen angesehen werden.

Bei diesen Feststellungen ergeben sich aber noch zwei Alternativen. Die Wirkung des Lichtes beruht, wie schon erwähnt, auf einem photochemischen Prozeß. Durch die Belichtung werden im Samen vorhandene spezifische Stoffe, wir wollen sie Enzyme nennen, aktiviert, die dann die Keimung auslösen. Ob nun eine bestimmte Menge Licht stets die gleiche Menge Enzym aktiviert, ungeachtet der Reaktionsfähigkeit des Samens, oder aber ob die Wirkung des Lichtes direkt abhängig ist von der Stärke der Umsetzungen im

Samen, kann vorerst noch nicht endgültig entschieden werden. Im ersteren Fall müßte bei verschiedener Reaktionsfähigkeit des Samens eine verschieden große Menge Enzym gebildet werden, um maximales Keimprozent zu erzielen; d. h. also bei geringer Größe der Umsetzungen würde erst mehr Enzym die Keimung auslösen, als dies zur Zeit der stärkeren Umsetzungen im Samen geschieht. Dazu wäre dann die verschieden hohe Lichtintensität notwendig. Im zweiten Fall, wenn an und für sich zur Keimung stets die gleiche Menge Enzym nötig ist, würde das Licht bei geringer Reaktionsfähigkeit weniger stark wirken als bei großer Reaktionsfähigkeit des Samens. Für diese Tatsache spricht z. B. die Beobachtung, daß erst gequollene Samen lichtempfindlich sind. Ob aber nun Fall 1 oder 2 in Betracht kommt, ist zunächst vielleicht gar nicht so wesentlich. Möglich wäre auch ein Zusammenwirken von beiden. Wenn die Umsetzungen im Samen stark sind, läßt sich einerseits das Enzym leichter aktivieren und andererseits ist weniger Enzym zur Auslösung der Keimung nötig als zu einer Zeit, wo die Umsetzungen im Samen noch träge sind.

Von Interesse sind weiter in Verbindung mit unseren Überlegungen die Versuche Böhmers (1928). Aus ihnen geht hervor, daß bei Lichtkeimung die keimfördernde Wirkung des Lichtes durch erhöhten Sauerstoffpartiärdruck gehemmt wird, daß aber auch dieser hemmende Einfluß des Sauerstoffs durch erhöhte Lichtintensität wieder beseitigt werden kann. Böhmer versuchte nun, seine Ergebnisse mit denen Wiesers und Bihlmeiers in Einklang zu bringen, und kommt zu dem Schluß, daß sowohl die Dauer der Vorquellung als auch die Höhe des Sauerstoffpartiärdrucks in gleicher Weise auf die Keimung einwirken; er nimmt daher eine Wesensgleichheit beider Erscheinungen an. Die Vorquellung ist nach ihm durch die Menge des aufgenommenen Sauerstoffs bedingt (vgl. Kurve 17 u. 18 bei Böhmer, S. 592 u. 593). Nach ihm also wirkt der vor dem Maximum aufgenommene Sauerstoff fördernd, der nach dem Maximum aufgenommene sowohl bei verschieden langer Vorquellung als auch bei verschieden hohem Sauerstoffgehalt dagegen hemmend auf die Keimung ein. Böhmer erklärt das so, daß der Same beim Maximum „sauerstoffsatt“ sei, daß danach aber gleichwohl noch ein Überschuß an Sauerstoff aufgenommen werden kann, der dann irgendwelche schädlichen Produkte im Samen erzeugt. Auch für die Dunkelkeimer kommt Böhmer zum gleichen Ergebnis. Sauerstoffpartiärdruck und Vorquellung wirken gleichsinnig,

darum sind sie nach ihm wesensgleich. Böhmer schreibt: „Sowohl bei Dunkelkeimern, wie auch bei Lichtkeimern wirkt also der Sauerstoff bei steigendem Druck ebenso wie die Dunkelvorquellung mit wachsender Dauer. Die Veränderungen im Samen mit wachsender Dunkelvorquellung lassen sich also auch bei lichtgehemmten Samen als durch den aufgenommenen Sauerstoff bedingt deuten."

Trotz dem so auffälligen Parallelismus zwischen Vorquellung und Sauerstoffpartiärdruck möchte ich die beiden Erscheinungen trennen und ihre Wirkungen gesondert betrachten.

Die Versuche Böhmers zeigen, daß die keimungshemmende Wirkung des Sauerstoffs bei erhöhtem Sauerstoffpartiärdruck durch stärkeres Licht wieder rückgängig gemacht werden kann. Der Einfluß des Sauerstoffs dürfte nur auf einer Oxydation beruhen; infolgedessen können wir annehmen, daß das Licht reduzierend wirkt. Das Enzym, das die Keimung bei den lichtgeförderten Samen auslöst, wäre demnach durch Reduktion durch das Licht aktiviert worden. Man kann sich nun denken, daß im Samen ein Gleichgewicht Oxydation $\rightleftarrows$ Reduktion herrscht (vgl. Böhmer, S. 597). Das Licht verschiebt es im Schema nach rechts, der Sauerstoff nach links. Je nachdem die oxydierende oder reduzierende Kraft größer ist, kann das Enzym aktiviert werden oder nicht: die Samen keimen infolgedessen mehr oder weniger gut.

Der Sauerstoff beeinflußt also zwei Prozesse, die im Samen nebeneinander vor sich gehen, aber scharf zu trennen sind:

1. Der Abbau im Samen wird durch den Sauerstoffgehalt der Atmosphäre beeinflußt. Wenn dem Samen zu wenig Sauerstoff zur Verfügung steht, ist die Atmung gering. Daß dies erst bei sehr vermindertem Sauerstoffgehalt der Fall ist, geht aus den Versuchen von Wieser hervor: von 760 mm bis herunter zu 150 mm Druck war keine Änderung in den Resultaten ersichtlich. Da sich nach unseren Überlegungen die Wirkung des verschieden hohen Sauerstoffgehalts auf die Stärke der Umsetzungen im Samen bezw. die Größe der Atmung zurückführen läßt, darf dieser Schluß aus den Wieserschen Versuchen gezogen werden.

2. Die Aktivierung des Enzyms wird vom Sauerstoffgehalt beeinflußt. Es ist wohl einleuchtend, daß je stärker die Sauerstoffkonzentration ist, desto leichter eine Oxydation vor sich geht. Nimmt man nun die Wirkung des Lichtes als eine reduzierende an, so ist es selbstverständlich, daß mit steigendem Sauerstoffgehalt die Reduktion durch das Licht mehr und mehr rückgängig gemacht wird.

Die fördernde Wirkung des Sauerstoffs bei steigendem Sauerstoffgehalt von 0 bis 150 mm Druck (Wieser) in der Kurve von Böhmer (Fig. 17) ist also anders zu deuten als die Wirkung nach dem Maximum. Vorher zeigt die Kurve, wie oben dargelegt wurde, im wesentlichen die Stärke der Umsetzungen im Samen an, genau wie die Kurve der Keimprozente nach verschieden langer Vorquellung, nachher aber die Beeinflussung der Enzymaktivierung und zwar zugunsten der Verschiebung des Gleichgewichts nach der Seite der Oxydation. Vor Erreichung des Maximums ist die reduzierende Wirkung des Lichtes noch stärker als die oxydierende des Sauerstoffs. Nach Erreichung des Maximums überdeckt die Oxydation aber die reduzierende Wirkung des Lichtes. Zuerst gibt also die Stärke der Umsetzungen im Samen den Ausschlag für das Keimprozent; nachher jedoch, wenn die Umsetzungen infolge des hohen Sauerstoffgehalts stark sind, gibt die Aktivierung des Enzyms den Ausschlag für die Keimprozente. Im ersten Fall kann also zwar das Enzym aktiviert werden, nur in nicht genügender Menge, und es steht dem Samen nicht die genügende Energie zur Verfügung, die Keimung fortzuführen. Im zweiten Fall ist der Same aber wohl reaktionsfähig, das Enzym wird jedoch nicht aktiviert. In beiden Fällen resultiert eine Herabsetzung der Keimprozente.

Ziehen wir nun auch noch die Dunkelkeimer mit in unsere Betrachtungen ein, so wäre zunächst anzunehmen, daß diese nur dann keimen, wenn das Gleichgewicht im Samen nach der Seite der Oxydation hin verschoben wird. Je mehr Sauerstoff vorhanden ist, desto besser geht die Oxydation vor sich; d. h. die reduzierende Wirkung des Lichtes ist nicht stark genug, um die oxydierende Kraft zu überwinden. Daraus würde es sich erklären, daß Dunkelkeimer auch unter Lichtzutritt bei genügend hohem Sauerstoffpartiärdruck zu keimen vermögen.

Daß das Licht bei Dunkelkeimern nach verlängerter Dunkelvorquellung weniger Einfluß hat, ist so zu verstehen, daß, je länger vor der Belichtung die Keimung eingesetzt hat, je weiter sie also schon fortgeschritten ist, der hemmende Einfluß des Lichtes sich um so weniger bemerkbar machen kann. Also auch bei den Dunkelkeimern ist die Ursache für die Höhe der Keimprozente bei verschieden hohem Sauerstoffpartiärdruck und verschieden langer Dauer der Vorquellung nicht gleich. Die Kurve der Keimprozente nach verschieden langer Vorquellung ist hier vielleicht der Ausdruck dafür, wie weit die Keimung schon fort-

geschritten ist, und die Kurve der Keimprozente bei verschieden hohem Sauerstoffpartiärdruck von 20% Sauerstoff an aufwärts ist der Ausdruck für die Aktivierung des Enzyms.

Nach diesen Überlegungen wäre z. B. auch die „latente" Lichtwirkung zu verstehen, daß nämlich die keimungsauslösenden Enzyme wohl durch das Licht aktiviert worden sind, den Samen aber noch nicht genügend Energie zur Verfügung steht, die Keimung fortzuführen. So würde die von Lehmann beobachtete Erscheinung (vgl. Wieser, 1927, S. 571) verständlich sein, daß *Epilobium*-Samen nicht auskeimen, die nach der Belichtung unter niedere Temperatur gebracht werden, sondern erst dann, wenn sie später ohne weitere Belichtung wieder in höhere Temperatur verbracht werden. Dieser Fall dürfte so gedeutet werden, daß die geringe Atmungsintensität bei der niederen Temperatur nicht genügend Energie liefert, die Keimung fortzuführen.

Immerhin dürfen die aus meinen Ergebnissen gefolgerten Schlüsse noch nicht als feste Tatsachen betrachtet werden. Es wurde u. a. schon darauf hingewiesen, daß für das Absinken der Atmungskurve im Dunkeln nach vollendeter Quellung noch keinerlei Deutung vorhanden ist. Noch eine Menge von Versuchen werden also nötig sein, um den Vorgängen bei der Lichtkeimung näher zu kommen. Es sei z. B. nur an die Dunkelkeimer erinnert; an ihnen könnten schon ganz analoge Versuche, wie sie hier für die Lichtkeimer ausgeführt wurden, von Wert sein.

Abschnitt V.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Eine Apparatur wurde gebaut, die es ermöglicht, kleinste Mengen von Kohlensäure und Sauerstoff in fortlaufenden Zeitabschnitten zu bestimmen.

2. Die Atmung steigt bei der Quellung bis zu einem Maximum an, das mit dem Endpunkt der Quellung zusammenfällt, und sinkt dann wieder langsam ab.

3. Durch Belichtung wird der Abfall der Atmung sofort aufgehalten; die Atmung steigt zuerst langsam, bei Einsetzung intensiven Wachstums rasch an.

4. Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$ bleibt bis zur vollendeten Quellung konstant; dann ist ein schwaches Abfallen zu beobachten, das im

Dunkeln stärker ist als im Licht. Bei den Lichtversuchen tritt mit dem Einsetzen des intensiven Wachstums ein stärkerer Abfall des Wertes $\frac{CO_2}{O_2}$ auf.

5. Die Wasseraufnahme, die Atmung im Dunkeln und die Keimprozente nach verschieden langer Vorquellung stehen in engem Zusammenhang miteinander. Die drei Kurven (Fig. 27, 32, 2) haben alle bei der 12. Stunde ihr Maximum erreicht.

6. Es wurde versucht, auf Grund der bisherigen Untersuchungen eine theoretische Vorstellung über die Lichtkeimungsvorgänge zu gewinnen.

Vorliegende Arbeit wurde von Herbst 1927 bis Frühjahr 1929 im Botanischen Institut Tübingen ausgeführt. Für die Anregung zu dieser Arbeit, das stete Interesse und die Unterstützung während ihrer Ausführung spreche ich Herrn Professor Dr. E. Lehmann meinen herzlichsten Dank aus. Auch Herrn Privatdozenten Dr. J. Schwemmle gebührt mein aufrichtiger Dank für die wertvollen Anregungen und Ratschläge, durch die er die Arbeit förderte. Ebenso möchte ich Herrn Privatdozenten Dr. Fischbeck für seine Hilfe beim Bau der Apparatur nochmals bestens danken.

Der Bau der Apparatur wurde durch eine Beihilfe der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft ermöglicht, wofür ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.

Tübingen, Juli 1929.

Literaturverzeichnis.

Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden, Bd. III, 1910.

— —, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 3, 1926.

Becker, H., Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 29, 1913.

Bihlmeier, M., Der Einfluß der Vorquellung und der Samenschale auf die Keimung lichtgeförderter Samen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 67, 1927.

— —, Zur Kenntnis der Keimungsphysiologie einiger Labiaten- und Cruciferensamen. Beih. z. Bot. Centralbl., Abt. 1, Bd. 45, 1928.

Böhmer, K., Die Bedeutung der Samenteile für die Lichtwirkung und die Wechselbeziehung von Licht und Sauerstoff bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 68, 1928.

Boysen-Jensen, P., Über neue Apparate zur Messung der Kohlensäureassimilation, der Respiration, der Öffnungsweite der Spaltöffnungen und der Beleuchtungsstärke. Planta, Bd. 6, 1928.

Busse, W., Die Keimung des Tabaksamens in ihren Beziehungen zum Licht. Zeitschr. f. Bot., Bd. 18, 1926.

Eberhardt, K., Untersuchungen über das Vorquellen der Samen. Diss. Jena 1906.

Faßbender, P., Lichtkeimung und Säuresubstrat. Beih. z. Bot. Centralbl., Abt. 1, Bd. 41, 1925.

Fernandes, D. S., Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von *Pisum sativum*. Rec. d. trav. bot. néerland., Bd. 20, 1923.

Frietinger, G., Untersuchungen über die Kohlensäureabgabe und die Sauerstoffaufnahme bei keimenden Samen. Flora, Bd. 22, 1927.

Gardner, W. A., Effect of light on germination of light-sensitive seeds. Bot. Gazette, Bd. 71, 1921.

Gaßner, G., Vorläufige Mitteilung neuerer Ergebnisse meiner Keimungsuntersuchungen mit *Chloris ciliata*. Ber. d. Bot. Ges., Bd. 29, 1911.

— —, Beiträge zur Frage der Lichtkeimung. Ztschr. f. Bot., Bd. 7, 1915.

— —, Über die keimungsauslösende Wirkung der Stickstoffsalze auf lichtempfindliche Samen. Ber. d. Bot. Ges., Bd. 33, 1915.

Geiger, M., Studien zum Gaswechsel einer extremen Schattenpflanze (*Aspidistra*) und zur Methodik der Gaswechselversuche. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 67, 1927.

— —, Beitrag zur Kenntnis der Physiologie keimender Samen. I. Einfluß der Quellungsbedingungen auf den Gasaustausch. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 69, 1928.

Godlewski, E., Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenatmung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 13, 1882.

Heller, Jozéf, Untersuchungen über die Metamorphose der Insekten. Ein Respirationsapparat zur Untersuchung des Gaswechsels kleiner Tiere. Bioch. Zeitschr., Bd. 165, 1925.

Honing, J. A., The heredity of the need of light for germination in tobacco-seeds. Proceedings k. Akad. Wetensch. Amsterdam, Bd. 29, Nr. 6, 1926.

Jauerka, O., Die ersten Stadien der Kohlensäureausscheidung bei quellenden Samen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 11, 1912.

Kinzel, W., Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 26a, 1908.

— —, Lichtkeimung. Erläuterungen und Ergänzungen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 27, 1909.

— —, Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. 1913.

Kolkwitz, R., Über die Atmung ruhender Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 19, 1901.

Kommerell, E., Quantitative Versuche über den Einfluß des Lichtes verschiedener Wellenlängen auf die Keimung der Samen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 66, 1927.

Kostytschew, S., Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 1926.

Kuyper, J., Über den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Rec. des trav. bot. néerland. 1910. Bd. 7.

Lehmann, E., Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung. Zeitschr. f. Bot., Bd. 1, 1909.

— —, Temperatur und Temperaturwechsel in ihrer Wirkung auf die Keimung lichtempfindlicher Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 29, 1911.

Lehmann, E., Über die Beeinflussung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4, 1912.

— —, Lichtkeimungsfragen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 7, 1915.

— —, Über die minimale Belichtungszeit, welche die Keimung der Samen von *Lythrum salicaria* auslöst. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 36, 1918.

— —, Über die keimfördernde Wirkung von Nitrat auf lichtgehemmte Samen von *Veronica Tournefortii*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 11, 1919.

Lehmann und Rao, Über die Gültigkeit des Produktgesetzes bei der Lichtkeimung von *Lythrum salicaria*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 42, 1924.

Mayer, A., Über den Verlauf der Atmung beim keimenden Weizen. Landwirtschaftliche Versuchsstationen. Bd. 18, 1875.

— —, Die Abhängigkeit der Pflanzenatmung von der Temperatur. Landwirtschaftliche Versuchsstationen. Bd. 19, 1876.

Oppawsky, G., Über Quellung und Keimung von Samen in verschiedenen Medien. Diss. Kiel, 1913.

Ottenwälder, A., Lichtintensität und Substrat bei der Lichtkeimung. Zeitschr. f. Bot., Bd. 6, 1914.

Pettenkofer, M., Über einen neuen Respirationsapparat. Abhandl. d. math.-physikal. Kl. d. Kgl. Bayr. Akad. d. Wiss., 2. Abt., Bd. 9, 1862.

Pfeffer, W., Über intramolekulare Atmung. Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen. Bd. 1, 1885.

Rao, L., Quantitative Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 64, 1925.

Rischavi, L., Einige Versuche über die Atmung der Pflanzen. Landwirtschaftliche Versuchsstationen, Bd. 19, 1876.

Sierp, H., Untersuchungen über die Kohlensäureabgabe aus keimenden Erbsensamen. Flora, Bd. 19, 1925.

Stålfelt, M. G., Die „große Periode" der Sauerstoffaufnahme. Biol. Centralbl. Bd. 46, 1926.

Ullrich, H. und Ruhland, W., Mikrorespirometrische Untersuchungen an höheren Pflanzen. Planta 5, 1928.

Warburg, O., Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen. Biochem. Zeitschr., Bd. 100, 1919.

— —, Über den Stoffwechsel der Tumoren. Arbeiten aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie. Berlin-Dahlem 1926.

Wetzel, K., Zur Physiologie der organischen Säuren in grünen Pflanzen. Planta, Bd. 4, 1927.

Wieser, G., Der Einfluß des Sauerstoffs auf die Lichtwirkung bei der Keimung lichtempfindlicher Samen. Planta, Bd. 4, 1927.

Wolkoff und Mayer, Beiträge zur Lehre über die Atmung der Pflanzen. Landwirtschaftl. Jahrb., Bd. 3, 1874.

Lebenslauf

Ich bin am 17. September 1905 in Stuttgart als Tochter des Ernst Kipp, Oberpostrat, und seiner Ehefrau Hilde, geb. Hildenbrand geboren. Von Frühjahr 1912 bis Frühjahr 1922 besuchte ich das Königin-Olga-Stift in Stuttgart und legte daselbst die Abschlußprüfung ab. Im Frühjahr 1922 trat ich in die Mädchenoberrealschule des Königin-Katharina-Stifts in Stuttgart ein und bestand dort im Frühjahr 1925 die Reifeprüfung. Dann wandte ich mich dem Studium der Naturwissenschaften zu. Ich besuchte von Frühjahr 1925 bis Herbst 1926 die Technische Hochschule in Stuttgart. Im Wintersemester 1926/27 weilte ich an der Universität in Tübingen. Das Sommersemester 1927 verbrachte ich an der Universität in Kiel und kehrte im Herbst 1927 nach Tübingen zurück. Für das Sommersemester 1929 wurde ich vom Rektoramt der Universität beurlaubt und war während dieser Zeit Hilfsassistentin am Botanischen Institut in Tübingen.